А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Л. В. Субботина* и *Л. Я. Комм*

Сдано в набор 4/II 1975 г. Подписано к печати 7/IV 1975 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 9+3 вкл. (³/₈ печ. л.)=13.14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.05. Тип. зак. 80.
М-33648. Тираж 2730.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 005 : 581.524.44

В. И. Василевич

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

V. I. VASILEVICH. SOME PROBLEMS OF CLASSIFICATION OF PHYTOCOENOLOGICAL OBJECTS

В статье рассматривается современное состояние проблемы классификации растительности. В связи с тем, что мы проводим классификацию по внешним признакам, а не по существенным свойствам, и используем лишь некоторую часть признаков, любая классификация не вполне точно отражает реальные отношения объектов. Нередко классы в геоботанике определяются перечислением входящих в них объектов. Основным объектом фитоценотической классификации должен быть ценоквант, а не фитоценоз. Фитоценоз рассматривается как контур растительности, внутри которого нельзя провести никакой обоснованной границы. Вопрос о непрерывности растительности нельзя считать решенным, так как далеко не все признаки сообществ были использованы для его проверки. Разные признаки могут быть использованы для выделения единиц одного ранга в разных частях совокупности, и один и тот же признак может быть использован для выделения единиц разного ранга. Обращается внимание на необходимость составления диагнозов выделенных единиц.

Проблема классификации растительности считается одной из самых сложных в теоретической геоботанике. Отчасти это объясняется тем, что данная проблема разработана относительно лучше других, и мы уже вплотную столкнулись со многими трудностями, связанными с решением классификационных задач. Многие же другие проблемы теоретической геоботаники по существу еще не раскрыты и трудности их разрешения еще не выявлены.

Положение, которое сложилось у нас с созданием если и не единой, то по крайней мере общепринятой классификационной системы растительности, нельзя считать благополучным, несмотря на то что вопросы классификации растительности всегда были в центре внимания советских геоботаников. Выяснив достоинства и недостатки самых различных подходов к выделению ассоциаций и более высоких таксономических единиц растительности, рассмотрев различные признаки растительных сообществ, на основе которых их можно классифицировать, отечественные геоботаники добились больших успехов в разработке теории и методики классификации растительности. Но при создании классификационных схем для отдельных регионов и крупных таксонов растительности все это учитывалось довольно слабо, а теоретические разногласия приводили и приводят к тому, что эти схемы у разных авторов трудно сопоставимы. Когда же создавались классификации, охватывающие всю растительность земного шара (Ильинский, 1935; Сочава, 1964), дело ограничивалось лишь перечислением и кратким диагнозом наиболее крупных таксонов, а отсутствие детализации мешало применению этих схем в повседневной работе. Особенно большой хаос царит в выделении низших таксономических единиц. Даже для такой сравнительно хорошо изученной формации, как ельники (Piceeta), мы не имеем общепринятого перечня групп ассоциаций и ассоциаций, хотя бы для таежной зоны Европейской части СССР.

Напротив, в странах Западной и Центральной Европы, где геоботаника развивалась под влиянием Браун-Бланке и его школы, имеется достаточно строгая и общепринятая система растительности. Эта система

1

охватывает всю Европу до границ Советского Союза, а в последние 10—15 лет европейские ученые осуществили ряд частных классификационных построений и для других частей света. Но вопросы теории и методики классификации растительности сравнительно мало привлекают их внимание. Все это находит объяснение в том, что существующая классификация, по мнению большинства западноевропейских геоботаников, достаточно хороша, и они не стремятся коренным образом ее изменить. Большая часть их усилий затрачивается на уточнение, деление и объединение отдельных таксонов, на более детальную характеристику их структуры, ареала и связей со средой.

Ничего подобного системе Браун-Бланке у геоботаников других частей света нет, и они гораздо свободнее в своих подходах к классификации. Они могут обсуждать самые различные перспективы, не будучи связанными рамками имеющихся классификаций. За время, истекшее с момента создания системы Браун-Бланке, наши представления об ассоциации, принципах и существе классификации значительно углубились (см. Александрова, 1969), но за это мы заплатили отсутствием разработанной классификационной системы растительности.

Классификация растительности — до сих пор проблема. А философы определяют проблему как «наше знание о незнании» (Логика. . . 1965), которое нельзя преодолеть исходя из теории и методов, имеющихся в данное время.

Далее я остановлюсь только на некоторых вопросах, которые так или иначе связаны с решением классификационной проблемы. Некоторые из них в свою очередь являются проблемами, хотя и более частными, а это значит, что для их решения также нужны какие-то принципиально иные подходы.

1. Проблема репрезентативности классификации. Здесь под репрезентативностью мы понимаем свойство классификации неискаженно характеризовать классифицируемые объекты и отношения между ними. Любой сколько-нибудь сложный объект, а фитоценотические объекты как раз и являются таковыми, обладает большим числом свойств. Будем понимать под свойствами объекта его специфические внутренние параметры, стороны его качественной определенности. Признаки же — это внешние проявления свойств, т. е. те характеристики, которые мы в состоянии измерить и изучить. О свойствах объекта мы судим по его признакам. Такое соотношение между признаком и свойством порождает определенное несовершенство любой классификации, ставящей своей задачей объединять в таксоны объекты, сходные не по внешним признакам, а по свойствам, выражающим сущность объектов.

Это положение учитывается геоботаниками. Так, А. П. Шенников (1964) писал, что основное содержание группировок растений состоит во взаимоотношениях растений и той среды, которая ими создается. Но он предлагал классифицировать фитоценозы по сходству флористического состава и строения, что является отражением взаимоотношений между растениями. Сходные представления развивал В. Н. Сукачев (1957) по отношению к классификации биогеоценозов. Он указывал, что основное содержание биогеоценозов — в аккумуляции и трансформации вещества и энергии, но предлагал их классифицировать по внешним, наиболее доступным признакам, в том числе по флористическому составу и строению фитоценозов.

Любой сложный объект обладает большим числом свойств и признаков. Использовать их все для классификации не представляется возможным, даже если иметь в виду применение современных ЭВМ. Мы всегда пользуемся какой-то выборкой из очень большой генеральной совокупности признаков. По-видимому, правильную классификацию можно получить лишь в том случае, если эта выборка репрезентативна, т. е. способна отражать сходство и различия объектов в той же мере, что и вся совокупность признаков. Но любая выборка не может дать исчерпывающей ха-

рактеристики объекта, и в этом второй источник несовершенства любой классификации. Правда, работы, проведенные в последние годы, позволяют смотреть на это довольно оптимистично. Было показано, что количественная классификация растительности может быть успешно проведена с использованием не всего имеющегося набора видов, а лишь части их (см. Василевич, 1972 : 49—53). Но нужно отметить, что сами суждения о совпадении результатов классификации при разном числе используемых признаков довольно субъективны. Обычно не использовались какие-либо количественные методы, позволяющие объективно измерить степень этого совпадения. Пока можно лишь с осторожностью говорить о совпадении в основных чертах.

Но в любом случае мы должны иметь в виду эти два источника несовершенства классификации. Они делают любую классификацию несколько неопределенной и субъективной, выражающей не вполне точно соответствие между реальными соотношениями объектов и классификационной системой.

2. Способ определения классов объектов. В соответствии с правилами логики любой класс (таксон) может быть определен или указанием существенных признаков, или перечислением входящих в него объектов. В первом случае мы должны знать сущность выделяемых классов, заранее установить основание деления, т. е. признак, по значениям которого будет установлена принадлежность объекта к тому или иному классу. Но в биологии, а в частности и в геоботанике, нам чаще всего приходится выделять классы объектов, сущность которых неизвестна и выявляется лишь в ходе дальнейшего их изучения. Здесь мы сталкиваемся с той ситуацией, которую Кейн (Cain, 1958) назвал классификацией неанализированных сущностей. Во втором случае нам нет необходимости выявлять существенные признаки и устанавливать классы по их общности, достаточно иметь лишь полный перечень объектов, подлежащих классификации. Но этот путь исключает перемещение объектов из одного класса в другой без изменения названия классов. Диагнозов у классов в этом случае может и не быть.

Выделение классов перечислением объектов имеет целый ряд преимуществ, когда нам трудно решить, какое основание деления наиболее правильно, но интуитивно мы чувствуем, что некоторые объекты гораздо более сходны друг с другом, чем с остальными. Просмотр геоботанической литературы под этим углом зрения наводит на мысль, что геоботаники часто пользуются этим способом выделения классов. Это особенно характерно для выделения высших таксономических единиц (типов растительности и классов формаций). Правда, это всегда делалось в неявной форме, т. е. набору единиц приписывалась какая-то характеристика. Но из многочисленных дискуссий видно, что под лугом, степью, пустыней многие понимали определенный набор типов растительных сообществ и уже к ним подыскивали подходящую характеристику. А так как этот набор у разных геоботаников отличался, то каждый и вынужден был давать ему свое определение. А затем возникали бесконечные споры об определениях, хотя каждый по сути дела определял различные классы.

Остановлюсь лишь на одном примере. В течение многих лет ведется дискуссия о том, что считать лугом. Шенников (1935, 1941) определил луга как ассоциации травянистых многолетних мезофитов. По-видимому, этим определением он стремился выразить суть того набора сообществ, который и было принято считать лугами. Однако в последовавшей дискуссии оспаривалось именно определение, данное Шенниковым, а не то, что некоторые из включенных им в луга сообществ не подходят под это определение. Так, П. Д. Ярошенко (1957) относит к лугам лишь сообщества с более или менее развитым многолетним злаковым или злаковидным дерном. Возражая ему, Т. А. Работнов (1959) пишет, что в ряде случаев на лугах преобладают бобовые или разнотравье. П. Н. Овчинников (1940, 1948) и Е. М. Лавренко (1956) относят эфемероидные луга Средней Азии к полусаваннам из-за их иной сезонной ритмики. Мы видим, что каждый

дает свое определение, исходя из того, что следует включать в луг. Такие дискуссии могут идти до бесконечности, так как в основе их лежит интуитивное понятие о луге, идущее от народной классификации растительности (Шенников, 1964 : 383), а уровень формализации, свойственный таким классификациям, и не может быть высоким.

Здесь возможны два пути: 1) считать лугом только то, что подходит под какое-то определение (не обязательно данное Шенниковым), 2) перечислить все те более низкие единицы (луг — тип растительности), которые мы намерены считать лугами. После этого всё, что не войдет в луга, должно быть названо иначе. Совершенно ясно, что бесконечные попытки понимать тот или иной тип растительности то у́же, то шире, то просто иначе не способствуют развитию геоботанической классификации, а, наоборот, существенно ему мешают. Очевидно, решить, как быть с понятием луг, нельзя, не решив одновременно вопрос о других смежных с ним типах растительности. Иначе по-прежнему часть сообществ не будет попадать ни в один тип, а другие сразу — в два-три типа.

Это подтверждает ранее выдвинутый нами тезис о том, что любая классификация возможна только сверху, что классификация — процедура деления объектов на классы, а не их объединения (Василевич, 1966).

3. Основной объект фитоценотических классификаций. В вопросе о том, что является основным объектом фитоценотических классификаций, среди геоботаников существует завидное единодушие. Все считают, что таким объектом является фитоценоз. Но само понятие фитоценоза достаточно неопределенно и двусмысленно. С одной стороны, фитоценоз рассматривается как система растений, находящихся во взаимодействии, а с другой стороны, фитоценоз — это контур, однородный в выбранной нами мере. Наличие взаимоотношений обычно рассматривается как свойство, отличающее фитоценоз от других менее закономерных сочетаний растений, организованных лишь сходным отношением к среде. Наличие пространственной однородности позволяет отграничить данный фитоценоз от соседних.

Можно согласиться с мнением Б. Н. Норина (1968), что далеко не все участки растительного покрова в значительной степени организованы отношениями между растениями, а следовательно, и не могут считаться фитоценозами. Очевидно, классификация растительности должна включать все фитоценотические объекты на поверхности Земли независимо от того, какими факторами определяются их состав и строение. Но и при этом характер взаимоотношений может оставаться одним из ведущих критериев деления для собственно фитоценозов.

Рассмотрение фитоценоза как однородного контура не исключает серьезного учета взаимоотношений для разграничения и классификации фитоценозов; при этом лишь несколько смещаются акценты, и основное внимание уже уделяется форме, а не содержанию, т. е. флористическому составу, количественным соотношениям между видами, ярусности и т. п.

Если бы весь растительный покров Земли можно было расчленить на какое-то число контуров, в значительной степени однородных внутри себя и разделенных более или менее четкими границами, то выбрать объект классификации не представляло бы большого труда. В этом случае любой участок такого однородного контура, если он больше площади выявления, достаточно детально, а главное правильно характеризует весь контур. И, следовательно, классификация таких участков (пробных площадей) не будет отличаться от классификации целых контуров. Но в природе далеко не всегда контуры растительности являются пространственно гомогенными. Пока даже приблизительно нельзя оценить соотношение числа гомогенных и клинальных контуров, но все же нередко в пределах контура, имеющего различимые границы, наблюдается закономерное изменение ряда характеристик растительности в отдельных направлениях. Меняются обилие и соотношение видов, их жизненность, характер распределения и т. п. Амплитуда варьирования растительности в пределах такого контура может быть довольно велика. Отдельные участки

его могут быть с полным основанием отнесены к разным ассоциациям. Так, например, материалы, собранные нами в Печоро-Илычском заповеднике, показывают, что в пределах контуров, выделенных как сосняк бруснично-черничный лишайниково-зеленомошный, встречаются чисто лишайниковые участки, достаточные по размерам для закладки пробных площадей. Однако соотношение мхов и лишайников меняется настолько постепенно, что на глаз никаких границ провести не удается.

Мы предлагаем считать фитоценозами любые контуры растительности, в пределах которых нельзя провести никакой сколько-нибудь обоснованной границы (того же ранга). Фитоценозы могут быть и пространственно неоднородными, и не организованными межвидовыми отношениями. Это противоречит определению фитоценоза, принятому в советской геоботанике, но, на наш взгляд, вполне соответствует сложившимся представлениям о фитоценозе как основной единице территориального расчленения растительного покрова.

В том случае, когда контур пространственно неоднороден, нарушается взаимное соответствие между ним и пробной площадью. Они становятся самостоятельными объектами фитоценотической классификации. Классификация пробных площадей и классификация контуров могут, а возможно и должны, различаться. В частности, должны быть различными системы признаков, используемых для их описания. Таким образом, обычные наши классификации растительности, проводимые с выделением типов растительности, формаций и ассоциаций, — это классификации пробных площадей, но отнюдь не фитоценозов. Разные части одного фитоценоза (контура) могут относиться к разным ассоциациям, а в ряде случаев и к разным формациям, но переход от одной части фитоценоза к другой должен быть абсолютно плавным.

Когда мы имеем дело с пространственно неоднородными контурами, усложняется вопрос о размере пробных площадей. Результаты классификационной работы в какой-то мере зависят от их размеров. Если пробные площади малы, они будут плохо представлять растительность в данном месте, в данной «точке». Очень велико будет случайное варьирование, т. е. варьирование, не связанное с различиями в условиях среды и с фитоценотической обстановкой. В связи с этим варьирование внутри таксонов перекроет в значительной мере различия между таксонами, и классификационные единицы будут очень нечеткими. В пространственно неоднородных контурах нельзя использовать и слишком большие пробные площади, так как они будут давать слишком усредненную характеристику растительности, полученную в результате объединения нескольких качественно различных ее состояний в разных точках фитоценоза-контура. В пределах таксонов, выделенных по таким пробным площадям, варьирование будет мало, но они будут мало отличаться друг от друга. Наибольшую дискретность и компактность единиц растительности мы получим при каком-то среднем, оптимальном размере пробных площадей.

Видимо, наиболее рационально использовать для классификации растительных сообществ пробные площади, размеры которых одного порядка с ценоквантом (Василевич, 1973), т. е. участком растительного покрова, дающим возможность получить достаточно точные и несмещенные оценки обилия всех видов. Ценоквант — это минимальный участок растительного покрова, которому можно дать количественную характеристику. Более же крупные площадки дают слишком усредненную картину растительного покрова.

Все это в принципе приложимо и к мозаичным ценозам. Любой элемент растительного покрова, размеры которого меньше ценокванта, следует считать микрогруппировкой или фрагментом фитоценоза. Эти элементы также можно классифицировать, но ценоквантом для них служит набор близко расположенных фрагментов или микрогруппировок, в пределах которого достаточно точно выявляется обилие всех видов.

Таким образом, обычно использующаяся классификация растительности должна быть классификацией ценоквантов. Ее задача — выявить,

какие растения и в каких соотношениях встречаются вместе, каковы соотношения между растительностью и локальными факторами среды, каковы основные формы организации растительного покрова.

Возможна, конечно, и классификация фитоценозов как контуров. К тому же имеется уже опыт классифицирования более крупных территориальных единиц: комплексов, серий, микро-, мезокомбинаций и т. п. (Грибова, Исаченко, 1972). При классификации фитоценозов нужно исходить из того, что фитоценоз — это контур, имеющий определенные границы и определенные показатели варьирования растительности. Следовательно, при делении понятия фитоценоза или совокупности фитоценозов нужно принимать во внимание и признаки, отражающие также эти свойства. Фитоценозы могут быть разделены на классы, скажем, по резкости границ, по характеру варьирования растительности (мозаичные, гомотонные, изотропные, клинально-гомогенные и т. п.). Примерно так поступает В. М. Фридланд (1972), характеризуя элементарные почвенные ареалы — аналогичные фитоценозам компоненты почвенного покрова.

Видимо, не всегда целесообразно классифицировать фитоценозы на основании средней, обобщенной характеристики растительности. Понятие фитоценоза богаче по содержанию, чем понятие ценокванта, но классификация фитоценозов имеет более узкую сферу применения. Из-за относительно широкого варьирования растительности в пределах фитоценозов они имеют гораздо меньшее значение как объект изучения. И действительно, подавляющее большинство работ в геоботанике проводится по-существу без обращения к понятию фитоценоза-контура.

4. Проблема непрерывности растительного покрова. За последние 5—6 лет споры, представляет ли собой растительность континуум, или же она состоит из дискретных сообществ и ассоциаций, ушли в сторону от существа проблемы. Обсуждался в основном вопрос о том, можно ли классифицировать растительность, или же для ее анализа пригодна только ординация. Теперь, по общему соглашению, растительность можно и классифицировать, и ординировать. При этом остался в стороне вопрос о природе самой растительности, о том, насколько велика ее непрерывность. В конце концов, классифицировать можно и абсолютно непрерывную растительность, выделяя произвольное число искусственных классов, а совокупность дискретных типов можно подвергнуть ординации. Однако исследования последних лет мало продвинули нас в понимании форм и степени непрерывности растительного покрова. Было выполнено большое число работ по классификации и ординации растительных сообществ с использованием самых разнообразных методов математической статистики и аппарата теории информации. Часто выделяли какие-то группы, типы сообществ, но их дискретность, естественность почти никогда не анализировались.

Сейчас снова уместно поставить вопрос: прерывен или непрерывен растительный покров по своей природе? Все же, базируясь в основном на работах, выполненных до 1965 года, можно утверждать, что растительность непрерывна, что она образует континуум. Если говорить несколько строже, то было показано, что флористический состав сообществ, обилие видов меняются действительно непрерывно. Между любыми таксонами, выделенными с помощью этих признаков, существует большое число переходов. Собственно, был получен ответ на более узкий вопрос — существует ли непрерывность растительности по тем параметрам, которые преимущественно используются для выделения ассоциаций.

Скорее всего та непрерывность растительности, которая была показана в выполненных до сего времени работах, не является следствием каких-то несовершенств методики. Использование более рафинированных математических методов внесло некоторые улучшения, но принципиально не изменило результаты. И дальнейшее усложнение математического аппарата сейчас, по-видимому, нецелесообразно.

Ну а если нам использовать какие-то другие признаки? Не обнаружится ли ощутимая дискретность в этом случае? Из работ по теории

распознавания образов известно, что часто бывает необходимо перебрать громадное число признаков, пока не будет найден тот небольшой их набор, который позволяет с уверенностью различать нужные классы. Подобная работа в геоботанике еще не проделана. Создается впечатление, что признаки, используемые в настоящее время для количественной классификации, далеко не самые лучшие, чтобы вскрыть имеющуюся дискретность в растительном покрове.

Очень часто для выделения растительных ассоциаций используется флористический состав. На основании присутствия или отсутствия видов на пробных площадях судят о их сходстве. Но наличие или отсутствие вида, особенно мало обильного, — весьма ненадежный показатель в качестве основы для суждения о фитоценотической обстановке. Всем известны факты флористической неполночленности фитоценозов. И флористическая неполночленность, по-видимому, не исключение, а закон. Любая пробная площадь, как бы велика она ни была, содержит только часть того набора видов, которые могут на ней расти. Из этих видов на одной пробной площади встречается одна их часть, а на другой — другая. Флористический состав сообществ на практически идентичных местообитаниях варьирует весьма сильно. В этом можно легко убедиться, просмотрев сводные списки любых ассоциаций, выделенных любым методом. И подавляющая часть этого варьирования не связана с различиями в условиях среды. Беда не в том, что флористический состав растительных ассоциаций очень изменчив, а в том, что большая часть этой изменчивости не несет для нас никакой полезной информации.

Как было показано в проведенных нами сравнениях (Василевич, 1971), коэффициент сходства Кульчинского, или Съёренсена, обладает очень слабой дифференцирующей способностью, что совершенно понятно, исходя из того, что было сказано выше.

Ассоциации в системе западноевропейских геоботаников, выделяемые по двум-трем характерным видам, присутствующим к тому же не в каждом описании, при обработке их с помощью флористических коэффициентов сходства должны потеряться на фоне случайного варьирования флористического состава. Правда, в последнее время появился ряд работ, в которых ассоциации, выделенные по Браун-Бланке, подтверждаются с помощью количественного анализа (см. Василевич, 1972: 72), но из этих работ не ясно, насколько полно соответствие.

5. Проблема основания деления. Обычно геоботаники придерживаются правила использовать одно основание деления для выделения классификационных единиц одного ранга. Так, например, типы растительности рекомендуется выделять по господствующей экобиоморфе, формации — по доминирующему виду в главном ярусе, ассоциации — по преобладающим видам в каждом ярусе и т. п. Сами основания деления меняются, но правило однообразия всегда сохраняется. С одной стороны, это правило одно из основных в аристотелевой логике классификации, к которой все привыкли, с другой стороны, его применение дает возможность построить довольно простую классификационную схему, что тоже немаловажно. Многочисленные примеры использования этого правила можно найти и в тезисах второго совещания по классификации растительности (Совещание. . ., 1971). Я не предлагаю нарушать правила логики, но совсем не обязательно использовать их лишь в самой простой форме. Вернемся к вопросу о типах растительности. В некоторых случаях выделение их по господствующим жизненным формам не вызывало ни возражений, ни затруднений. Это, в частности, относится к лесному типу. Зато в других случаях (тундры, болота) типы получались или слишком узкими, или лишенными экологического содержания. Но следует ли из этого, что данный критерий не годится при выделении типов растительности? Отнюдь нет. Видимо, выход должен быть таков: выделять по господствующим экобиоморфам те типы растительности, где эта экобиоморфа определяет своеобразие многих свойств растительных сообществ. В других случаях следует использовать иные критерии.

Точно так же не обязательно выделять все ассоциации по доминирующим видам или по соотношению экологических групп. Можно использовать эти принципы параллельно, выбирая тот из них, который обеспечивает максимальную естественность выделяемых единиц в каждом конкретном случае. Это, конечно, усложнит классификационные построения, но зато сможет привести к большей четкости таксонов. Используемые сейчас классификационные построения нередко страдают излишней схематичностью, плохо учитывают многомерность и сложность отношений между единицами растительности. Рассмотрим несколько примеров возможного применения этого принципа. Внутри лесного типа растительности принято выделять формации по доминирующему виду древесного яруса. Так, для территории Европейской части СССР выделяют формации ельников (с *Picea excelsa* и *P. obovata*), сосняков (с *Pinus sylvestris*), черноольшатников (с *Alnus glutinosa*) и т. д. Для бореальных лесов этот критерий деления оказывается более или менее удовлетворительным, но последовательное применение его к широколиственным лесам вызывает возражения. По-видимому, нет смысла рассматривать в качестве отдельных формаций леса с преобладанием дуба, клена, липы или ясеня. Безусловно, экологические амплитуды этих видов перекрываются лишь частично, и есть чисто дубовые леса на солонцах или в поймах рек, чистые липняки в логах; но чаще эти породы образуют смешанные насаждения и имеют единое ядро спутников в травяном ярусе — неморальные виды. Видимо, можно и нужно отдельные лесные формации выделять по доминирующим видам, но не каждый доминант заслуживает того, чтобы образованные им сообщества выделяли в особую формацию. В формацию дубовых лесов могут входить и сообщества с преобладанием других широколиственных пород.

В пределах формации сосновых лесов обычно выделяются такие группы ассоциаций: сосняки лишайниковые, лишайниково-зеленомошные, зеленомошные, сфагновые и т. п. Эти группы ассоциаций выделены по господствующей экобиоморфе лишайниково-мохового яруса. Но в борах южной тайги, лесостепной и степной зон этот ярус чаще всего не выражен. Такие сосняки приходится делить на группы по признакам травяного яруса, при этом вряд ли целесообразно выделять группы ассоциаций типа злаковых, разнотравных и т. п. Скорее всего здесь наиболее рационально взять за основу выделения групп ассоциаций эколого-фитоценотические группы видов. Таким образом, все сосняки будут разделены на группы ассоциаций, но для этого будут использованы два разных основания деления. Здесь не может быть никакой путаницы или двусмысленности, так как первое деление сосновой формации фактически проводится по признаку наличия или отсутствия хорошо сформированного лишайниково-мохового яруса. Класс, где этот ярус выражен, мы делим далее по господствующей экобиоморфе, а другой класс — по преобладающей эколого-фитоценотической группе. Для выделения ассоциаций в пределах этих групп ассоциаций опять же не обязательно использовать одно основание деления. Там, где это целесообразно, мы можем использовать доминирующие виды (сосняки брусничники зеленомошные, сосняки коротконожковые); в других случаях за основу может быть взята группа ценотически сопряженных видов, например сосняки лишайниковые северные, где в травяно-кустарничковом ярусе доминирует один из следующих видов: брусника, черника, вороника или голубика (Василевич, 1962).

Итак, разные признаки могут быть использованы для выделения единиц одного ранга в разных частях совокупности, и один и тот же признак может быть использован для выделения единиц разного ранга в разных частях совокупности.

6. Диагноз выделенных единиц. Естественно, что автор каждой классификационной схемы создает ее не только для собственных нужд, а надеется на более или менее широкое использование ее своими коллегами. Потребителю классификации часто не очень важно, насколько обоснованно то или иное деление. Для него гораздо важнее привязать

свои материалы к каким-то уже выделенным единицам. И вот тут-то оказывается, что форма, в которой приводятся результаты геоботанических классификаций, делает эту задачу весьма сложной. Действительно, нам очень часто нелегко установить, к какой ассоциации из выделенных кем-то ранее отнести наше конкретное описание, или же его следует выделить в новую еще не описанную ассоциацию. Публикация полных геоботанических списков лишь незначительно уменьшит эту трудность, так как все геоботанические описания чем-то отличаются друг от друга, и нам все равно придется решать, существенно ли отличается наше описание от ранее опубликованных.

Обычно растительная ассоциация или более высокая таксономическая единица характеризуется в литературе перечислением основных ее признаков: указываются доминирующие и характерные виды, соотношения основных экологических групп, жизненность видов (для лесов — чаще всего бонитет древесных пород), условия среды, в которых встречается данная таксономическая единица. Такая характеристика дает представление о типе ассоциации, но не об амплитуде варьирования ее признаков. Любая растительная ассоциация, каким бы методом мы ее не выделяли, имеет значительную амплитуду варьирования очень многих своих признаков. В диагнозе ассоциации должна быть отражена эта амплитуда. Причем важна не та эмпирическая амплитуда, которую нашел автор для своей выборки, а та допустимая амплитуда, варьирование в пределах которой не меняет существа ассоциации.

Уфимские геоботаники (Денисова и др., 1968; Миркин, Мухамедшина, 1971; Муст, 1971), характеризуя выделенные растительные ассоциации, приводят в таблицах верхний и нижний квартили обилия или встречаемости. Этот способ нельзя считать удачным. В квартильный размах попадает 50% объектов совокупности, и, следовательно, в любом новом описании обилие вида будет находиться с равной вероятностью как внутри этого интервала, так и вне его. А если взять 10 видов, то вероятность того, что обилие всех их будет внутри соответствующих квартильных размахов, равна всего $2^{-10}=1/1024$. И совершенно неясно, как поступать во всех остальных случаях.

Диагноз ассоциации должен включать перечисление признаков, на основании которых выделена данная ассоциация, а также основные отличия от соседних ассоциаций. Для каждого определяющего признака необходимо указывать допустимую амплитуду варьирования. Для доминирующих видов выполнить эти указания не составляет труда. Но что касается полного флористического состава сообществ, то здесь дело гораздо сложнее. Положим, ассоциация характеризуется наличием определенной группы видов, каждый из которых имеет невысокое обилие и не абсолютно константен. В каждом описании присутствует лишь часть этих видов, и необходимо решить, какого их числа достаточно для отнесения описания к данной ассоциации. Но меньшее число видов может компенсироваться их обилием, а большее число — их пониженной жизненностью и т. д. То, что мы не отнесем к данной ассоциации, должно быть включено в какие-то другие, а их амплитуду тоже не всегда рационально расширять за счет включения сообществ с примесью чуждых экологических групп, пусть даже и небольшой.

К сожалению, опыт геоботаников по составлению диагнозов ассоциаций весьма мал. Но, по-видимому, эта работа должна стать одним из первых этапов в создании классификации растительности, охватывающей всю территорию нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Василевич В. И. (1962). Геоботанический анализ сосновых боров Европейской части СССР. Автореф. канд. дисс. — Василевич В. И. (1966). Что считать естественной классификацией. В сб.: Философские проблемы современной биологии. Л. — Василевич В. И. (1971). К методике выделения растительных ассоциаций с помощью

математических методов. В сб.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники, сер. Ботаника, 1. — Василевич В. И. (1973). Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова. Бот. ж. 58, 9. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. Полев. геобот., 4. — Денисова А. В., Д. Н. Карпов, М. П. Коломенцев, Б. М. Миркин. (1968). Статистическая характеристика ассоциаций естественной травянистой растительности пойм Башкирии. Уч. зап. Башкирск. унив., 32. — Ильинский А. П. (1935). Высшие таксономические единицы в геоботанике. Сов. бот., 5. — Лавренко Е. М. (1956). Травянистая растительность субтропических континентальных районов СССР. В сб.: Вопросы географии. М. — Логика научного исследования. (1965). М. — Миркин Б. М., В. С. Мухамедшина. (1971). Четвертое приближение классификации пойменных лугов и степей Башкирии (настоящие и остепненные луга, луговые степи). Уч. зап. Башкирск. унив., 52. — Муст Н. М. (1971). К характеристике гигрофильных ассоциаций пойм рек Дёмы и Уфы. Уч. зап. Башкирск. унив., 52. — Норин Б. Н. (1968). О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера). Бот. ж., 53, 9. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., 3. — Овчинников П. Н. (1948). О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 10. — Работнов Т. А. (1959). Что считать лугом? Бот. ж., 44, 1. — Совещание по классификации растительности. (1971). Тез. докл. Л. — Сочава В. Б. (1964). Макет новой карты растительности мира. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1964. Л. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В кн.: В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. Методические указания к изучению типов леса. — Фридланд В. М. (1972). Структура почвенного покрова. — Шенников А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1957). К вопросу о классификации лугов. Тез. докл. делегатск. съезда ВБО, 4. — Cain S. A. (1958). Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. Proc. Linnean Soc. London, 169, 1—2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1974.

SUMMARY

The paper concerns the present state of the problem of vegetation classification in the U. S. S. R. The concept of representativeness of classification is introduced. The coenoquant, and no the phytocoenosis is proposed to be considered as basic object of phytocoenological classification. It is shown that a higher taxonomical units in geobotany is often defined by means of enumerating objects, that compose it. Different criteria may be used to distinguish taxa of the same rank. The question whether the vegetation is continuous or not cannot be considered solved as yet.

УДК 581.162.3 : 581.3 : 582.675.1 : 582.572.2

Т. Н. Наумова, М. С. Яковлев

РАЗВИТИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* KER-GAWL. ПОСЛЕ ОПЫЛЕНИЯ

T. N. NAUMOVA, M. S. YAKOVLEV. DEVELOPMENT OF EMBRYONIC STRUCTURES IN *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* KER-GAWL. AFTER POLLINATION

Впервые изучено опыление, оплодотворение, развитие зародышей из зиготы и гаплоидной синергиды, а также формирование эндосперма у *Trillium camschatcense*. Двойное оплодотворение происходит без каких-либо отклонений и приводит к образованию диплоидного зародыша и триплоидного эндосперма. Слабая функциональная активность элементов халазальной зоны зародышевого мешка обусловливает гелобиальный тип формирования эндосперма, а также способствует увеличению функциональной активности и сохранению половой потенции синергиды; это приводит к формированию дополнительных гаплоидных зародышей. Эмбриогенез полового зародыша происходит по Solanad-типу.

Род *Trillium* сем. *Liliaceae* эмбриологически исследован очень слабо. Имеющиеся сведения лишь частично касаются формирования пыльцевых зерен, двойного оплодотворения и развития эндосперма.

Формированию пыльцевых зерен *Trillium* посвящена единственная работа (Atkinson, 1899). Автор показал, что у *T. grandiflorum* зрелые пыльцевые зерна фертильны и развитие их происходит без каких-либо отклонений.

Двойное оплодотворение обнаружено у всех исследованных видов *Trillium*: *T. grandiflorum* (Ernst, 1902; Nothnagel, 1918), *T. sessile* (Spangler, 1925); *T. undulatum* (Swamy, 1948), *T. ovatum*, *T. chloropetalum* maroon-flowered type, *T. erectum* (Berg, 1958; 1962).

У этих видов формируются диплоидный зиготический зародыш и триплоидный эндосперм. Лишь в двух работах отрицается наличие двойного оплодотворения у некоторых видов этого рода (Jeffrey, Haertl, 1939а, б). Эти авторы полагают, что у *T. erectum* и *T. grandiflorum* эндосперм возникает партеногенетически, а зародыш начинает развиваться также без оплодотворения, из гаплоидной яйцеклетки. Они утверждают, что этот зародыш вскоре гибнет, а его место занимает диплоидный зародыш, возникающий из эндосперма. Результаты, полученные этими авторами, находятся в противоречии с данными как предыдущих, так и последующих исследователей, в частности с работами Эрнста (Ernst, 1902) и Берга (Berg, 1958, 1962), в которых отчетливо показан процесс двойного оплодотворения у этих видов.

Эндосперм у видов *Trillium* развивается по гелобиальному типу. Это показано для *T. smalii* (Ono, 1928), *T. undulatum* (Swamy, 1948), *T. recurvatum* (Stenar, 1951), *T. ovatum*, *T. chloropetalum* maroon-flowered type и *T. erectum* (Berg, 1958, 1962). Начальные этапы развития эмбриональных структур после оплодотворения прослежены лишь у *T. undulatum* (Swamy, 1948). Для этого вида установлена возможность формирования дополнительных зародышей из клеток нуцеллуса. Такие зародыши, по данным Свами, возникают в 19% семяпочек.

В нашей статье будут кратко рассмотрены процессы опыления, оплодотворения и формирования эндосперма, развития половых (зиготических) зародышей, дополнительных зародышей из синергид у *Trillium camschatcense*.[1]

T. camschatcense имеет одиночные верхушечные трехмерные цветки. Рыльце сидячее трехлопастное. Этот вид характеризуется своеобразным строением гинецея. Плодолистики в числе трех, срастаясь, формируют завязь и столбик, в верхней же части они остаются свободными, являясь стилодиями. Рыльце слабо обособлено, поверхность стилодиев по всей длине покрыта папиллами (рис. 1, *1*), которые способствуют задержанию пыльцы, приносимой насекомыми. Столбик имеет канал. Поверхность его выстлана проводниковой тканью, состоящей из удлиненных, видимо, железистых клеток (рис. 1, *2*). Полость канала заполнена слизью. Во время опыления часть пыльцевых зерен задерживается на выступах

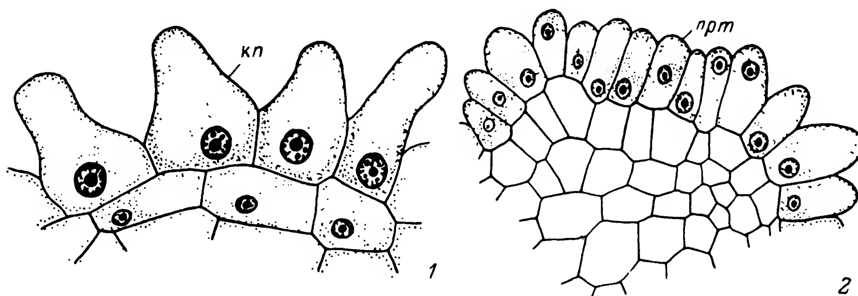


Рис. 1. Фрагменты структуры частей цветка *Trillium camschatcense* Ker-Gawl.

1 — клетки-папиллы, выстилающие воспринимающую поверхность стилодиев; *2* — клетки проводниковой ткани, образующие внутреннюю поверхность канала столбика. *кп* — клетки-папиллы, *прт* — проводниковая ткань.

канала столбика и здесь начинает прорастать. Другая часть пыльцевых зерен по каналу проникает прямо в завязь. Прорастание в этом случае происходит в непосредственной близости от семяпочек, внутри завязи. Способность пыльцевых зерен проникать внутрь завязи и там прорастать (intracarpellary), описанная нами у *T. camschatcense*, наблюдается и у других видов *Trillium*, а также у некоторых покрытосемянных (Johri, Bahatnagar, 1957; Johri, 1966).

Отсутствие сформированного рыльца и наличие в столбике полого канала, заполненного слизью, считаются примитивными признаками (Имс, 1964). Также, вероятно, следует расценивать и возможность проникновения пыльцевых зерен внутрь завязи. Как нам кажется, нельзя отрицать приспособительного значения этого процесса, который обеспечивает прорастание пыльцевых зерен и формирование спермиев под защитой покровов завязи при свойственном видам *Trillium* ранневесеннем цветении, когда возможны резкие колебания температуры.

Опыление и оплодотворение. Как показали наши исследования, большинство пыльцевых зерен *T. camschatcense* фертильно. Проращивание их производилось в 10—15%-м растворе сахарозы в висячей капле во влажной камере при комнатной температуре (20—22°). Пыльцевые зерна начинали прорастать через 2—2.5 часа после посева. Препараты с проросшими пыльцевыми зернами мы фиксировали в парах осмия и позже окрашивали по Фёльгену, подкрашивали светлым зеленым, проводили через спирты, ксилолы и заключали в бальзам. При прорастании пыльцевого зерна первым в пыльцевую трубку входит вегетативное ядро, за ним — генеративное. Деление генеративного ядра происходит в пыльцевой трубке.

---

[1] Более подробные сведения о примененной авторами методике фиксации материала, приготовления препаратов и их окраске приведены в предыдущей работе Т. Н. Наумовой и М. С. Яковлева (1975).

Сформировавшиеся спермии зеркально подобны и имеют удлиненную форму.

При оплодотворении в естественных условиях пыльцевая трубка через микропиле проникает в зародышевый мешок, повреждая при этом одну из синергид. В этой синергиде остается, как правило, вегетативное ядро пыльцевого зерна. Спермии, проникшие в зародышевый мешок, значительно мельче ядер клеток яйцевого аппарата (рис. 2, *1*). Они обычно имеют грубую структуру и окрашиваются более интенсивно различными красителями. Спермии в большинстве случаев неодновременно включаются в процесс оплодотворения. Сначала один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, формируя зиготу. Позднее происходит слияние второго спермия с полярными ядрами, которые в это время находятся вблизи клеток яйцевого аппарата (рис.2, *2*). Ядро зиготы имеет более крупные размеры, чем ядро яйцеклетки, содержит 2 или более ядрышка; в кариоплазме его долгое время можно наблюдать многочисленные, различающиеся размерами сгустки хроматина — остатки ядра спермия (рис. 2, *3—5*). К сожалению, нам не удалось проследить всех последовательных стадий слияния ядер спермия и яйцеклетки. Однако наблюдавшиеся нами картины, а также установленные диплоидный набор хромосом у зиготического зародыша и триплоидный у эндосперма позволяют с уверенностью говорить о наличии у *T. camschatcense* двойного оплодотворения.

Как сообщалось нами ранее (Наумова, Яковлев, 1975), у *T. camschatcense* возможно формирование яйцевого аппарата, состоящего из двух клеток. Эти клетки могут быть либо двумя функционально яйцеклеткоподобными синергидами, либо одна из них является яйцеклеткой, а другая яйцеклеткоподобной синергидой. Яйцеклеткоподобные синергиды имеют нитчатый аппарат, у яйцеклетки же он отсутствует. Изучая оплодотворение, нам удалось наблюдать несколько случаев проникновения спермиев в зародышевый мешок с 2-клеточным яйцевым аппаратом. В этом случае пыльцевая трубка обычно проходила в зародышевый мешок, минуя клетки яйцевого аппарата, не повреждая ни одну из них. Один из спермиев сливался с ядром яйцеклетки либо с ядром яйцеклеткоподобной синергиды, второй — двигался по направлению к полярным ядрам (рис. 2, *2*), и позднее сливался с ними, формируя триплоидный эндосперм (3n=15). Возможность формирования подобного яйцевого аппарата показана еще Эрнстом (1902 : 44) для *T. grandiflorum*. Об этом можно судить по его рисунку 178 (табл. VI), где автор показал яйцевой аппарат, состоящий только из двух синергид. Кроме того, Эрнст показал возможность одновременного оплодотворения этих двух клеток. Наши исследования подтверждают данные Эрнста; в случае двуклеточного яйцевого аппарата ни одна из его клеток действительно не разрушается пыльцевой трубкой. Яйцевой аппарат из двух клеток у покрытосемянных встречается довольно редко. Поэтому характер процесса двойного оплодотворения в подобных случаях представляет особый интерес.

Развитие полового зародыша. Зигота после оплодотворения сильно увеличивается в размерах, но крупная вакуоль сохраняется. Зигота, как и яйцеклетка, богата крахмалом. Первое деление ее приводит к образованию базальной клетки *cb* и терминальной *ca* (рис. 3, *1*). Эти клетки отличаются друг от друга. Клетка *cb* обычно более крупная, имеет вакуоль, сохранившуюся со стадии зиготы. Вокруг ее ядра концентрируется много крахмальных зерен, отчетливо заметных после окраски процноновыми красителями и генциан-виолетом. Клетка *cb* долго остается в состоянии покоя. Темпы деления ее замедленные. В дальнейшем она может делиться ограниченное число раз (рис. 3, *1—7*). Роль клетки *cb* в формировании зародыша незначительна; она образует лишь подвесок, состоящий из нескольких клеток. Клетка *ca* по размерам обычно меньше клетки *cb*, имеет гомогенную цитоплазму, лишена вакуолей, крахмальных зерен в ней нет. Второе деление клетки *ca* ведет к образованию двух клеток: *cd* и *cd'* (рис. 3, *2*). Далее в терминальной клетке *cd* закладывается поперечная перегородка и образуется клетка *cc* (рис. 3, *2*). Таким образом, в ре-

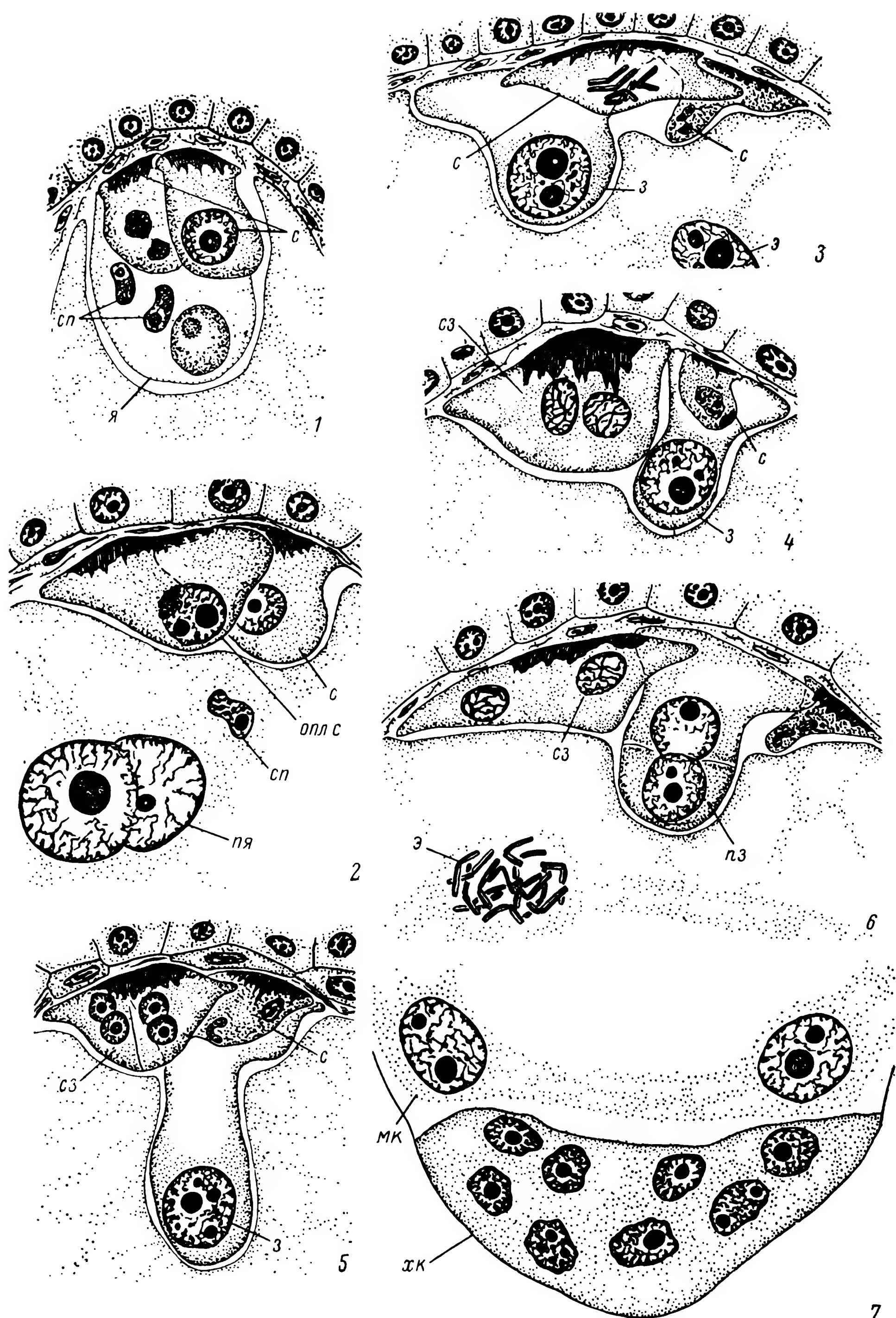


Рис. 2. Элементы зародышевого мешка *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. после опыления.

1 — зрелый зародышевый мешок, над яйцеклеткой находятся 2 спермия, одна из синергид повреждена, ядро ее имеет пикнотический характер, вблизи его находится ядро вегетативной клетки: *2* — процесс двойного оплодотворения в случае 2-клеточного яйцевого аппарата; одна из яйцеклеткоподобных синергид оплодотворена, ядро ее крупное с двумя ядрышками и сгустками хроматина еще не полностью растворившегося спермия, другая яйцеклеткоподобная синергида не повреждена, второй спермий приближается к полярным ядрам; *3* — яйцевой аппарат после оплодотворения, зигота имеет крупное ядро с двумя ядрышками и большую вакуоль в базальной части; одна из синергид разрушена, другая гаплоидная синергида приступила к делению и находится в метафазе (n=5), эндосперм ядерный; *4* — микропилярная часть зародышевого мешка; зигота крупная, одна из синергид разрушена, ядра синергидного зародыша приступили ко второму делению и находятся в профазе; *5* — микропилярная часть зародышевого мешка: зигота сильно увеличилась в размерах, одна

зультате трех последовательных делений образуется 4-клеточный линейный проэмбрио (рис. 3, *2*). Четвертое деление происходит в клетке *cc* и заканчивается образованием продольной перегородки (рис. 3, *3*). На основании особенностей первых четырех делений проэмбрио и роли в этом процессе клеток *cb* и *ca* эмбриогенез *T. camschatcense*, согласно классификации М. С. Яковлева (1958), следует отнести к Solanad-типу. По данным Дэвис (Davis, 1966) этот тип эмбриогенеза наиболее характерен для двудольных и не отмечен у однодольных. Однако у исследованного нами *T. camschatcense*, однодольного растения, мы обнаружили Solanad-тип развития зародыша.

Пятое деление происходит в клетке *cd'*, в результате его закладывается продольная перегородка (рис. 3, *4*). Шестое деление имеет место в клетке *cd* и завершается формированием поперечной перегородки. Изучение последующих этапов эмбриогенеза показало, что верхняя из этих клеток долго не делится и является, очевидно, эпифизарной клеткой (рис. 3, *5—7*). Следовательно, закладка эпифизарной клетки у *T. camschatcense* происходит поздно, лишь в шестой клеточной генерации. Переход проэмбрио в фазу собственно зародыша, характеризующегося обособлением эмбриодермы, происходит довольно поздно, на многоклеточной стадии.

Ко времени созревания семени зародыш в нем еще мелкий и слабо дифференцированный (рис. 3, *8*). У него лишь намечаются семядольные бугорки и начинает формироваться проводящая система, о чем свидетельствует появление клеток характерной вытянутой формы. Основная часть зрелого семени заполнена эндоспермом.

Крокер и Бартон (1955), обнаружили, что зрелые семена некоторых видов *Trillium* перед прорастанием нуждаются в длительном периоде покоя, достигающем двух лет. В процессе стратификации происходит внутрисеменное доразвитие зародыша.

Имс (1964), изучал строение зрелых семян у представителей рода *Trillium*, очевидно, уже прошедших период внутрисемянного доразвития; он отмечает, что зародыши этих семян имеют две хорошо развитые семядоли, которые располагаются супротивно на верхушке гипокотиля. Имс считает, что зародыш *Trillium* является отклонением от основного типа зародышей однодольных.

Развитие проростков также происходит замедленно. Генеративной фазы представители видов *Trillium* достигают в возрасте 3—10 лет, в зависимости от вида (Samejima J., K. Samejima, 1962).

Развитие синергидных зародышей. Кроме зародыша полового происхождения у *T. camschatcense* наблюдается закономерное образование дополнительного зародыша из неоплодотворенной синергиды. Почти всегда после оплодотворения в зародышевом мешке можно одновременно наблюдать зародыш полового происхождения и дополнительный синергидный зародыш. Синергида, не разрушенная после оплодотворения, имеющая гаплоидный набор хромосом, оказывается способной делиться (рис. 2, *3*). Эта синергида приступает к делениям, как правило, раньше зиготы, но уже при наличии ядерного эндосперма (рис. 2, *3—6*). В некоторых случаях синергида делится несколько раньше, когда сформировалось лишь первичное ядро эндосперма. Первое деление происходит в продольном направлении в связи со специфической формой клетки синергиды — ее ширина превышает длину (рис. 2, *4—6*).

из синергид разрушается, синергидный зародыш состоит из двух 2-ядерных клеток; *6* — микропилярная часть зародышевого мешка, в зиготе произошло первое деление и образовался 2-клеточный проэмбрио, одна из синергид разрушена, другая в результате деления образовала 2-ядерный гаплоидный зародыш, эндосперм ядерный, ядра его делятся и находятся в метафазе (3n=15); *7* — халазальная часть зародышевого мешка, видны халазальная камера и часть микропилярной камеры гелобиального эндосперма; ядра халазальной камеры по форме и размерам отличаются от ядер микропилярной камеры. *с* — синергида, *я* — яйцеклетка, *сп* — спермий, *вя* —вегетативное ядро пыльцевой трубки, *пя* — полярные ядра, *оплс* — оплодотворенная синергида, *з* — зигота, *сз* — синергидный зародыш, *мк* — микропилярная камера, *хк* — халазальная камера, *пз* — половой зародыш, *э* — эндосперм.

Ко второму делению могут приступать оба дочерних ядра синергидного зародыша или лишь одно из них (рис. 2, *5*). Эти деления в зависимости от формы клеток происходят в поперечном или продольном направ-

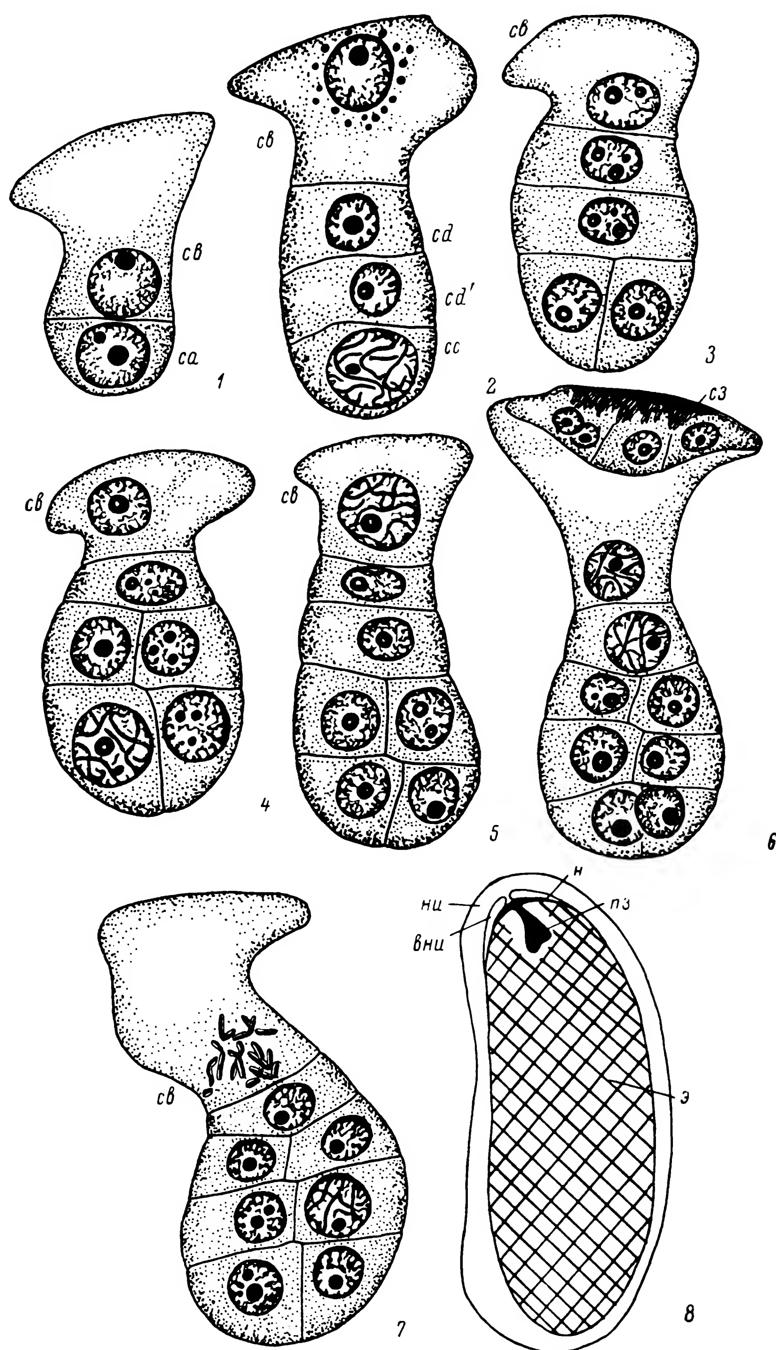


Рис. 3. Развитие полового зародыша *Trillium camschatcense* Ker-Gawl.

1—7 — последовательные этапы развития половых проэмбрио; *8* — схема зрелого семени. *н* — нуцеллус, *вни* — внутренний интегумент, *ни* — наружный интегумент, *пз* — половой зародыш, *э* — эндосперм.

лениях. Образуются 3—4-ядерные зародыши. Клеточные перегородки между ядрами, как после первого, так и после второго делений, могут отсутствовать. Темпы делений в синергидном зародыше намного ниже, чем в половом. На 3—4-ядерной стадии деления обычно затухают, и си-

нергидный зародыш дальше не развивается. В некоторых случаях деления могут прекращаться раньше — на 2-ядерной стадии. На более поздних этапах развития семени синергидные зародыши гибнут.

Образование дополнительных зародышей из синергид спорадически отмечается у представителей различных семейств покрытосемянных. Однако наиболее часто развитие таких зародышей можно наблюдать у видов сем. *Liliaceae* (Cooper, 1943; Герасимова-Навашина, 1962, и др.) и *Orchidaceae* (Hagerup, 1947; Савина, 1965, и др.). У большинства видов синергидные зародыши являются гаплоидными и обычно гибнут на ранних стадиях развития, как у *T. camschatcense*.

Как известно, у *Liliaceae* половой аппарат слабо специализирован, дифференциация его клеток слаба. В связи с этим Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1962) на основании изучения эмбриологии *Lilium regale* было выдвинуто предположение о том, что при слабой дифференциации гаплоидная синергида способна сохранять потенции гаметы и приступать к формированию дополнительных зародышей при стимулирующем воздействии двойного оплодотворения.

Зрелые зародышевые мешки *T. camschatcense*, как указано нами ранее (Наумова, Яковлев, 1975), также имеют слабо дифференцированные клетки яйцевого аппарата. В одних случаях эти клетки могут иметь морфологические отличия, в других они очень сходны. Кроме того, проведенное нами ранее исследование макрогаметогенеза *T. camschatcense* показало, что вследствие депрессии халазальная часть зрелых зародышевых мешков имеет слабую функциональную активность. Известно также, что развитие зародышевых мешков многих представителей семейств *Liliaceae* и *Orchidaceae*, у которых особенно часто отмечается формирование синергидных зародышей, происходит по Allium- или Fritillaria-типам (Maheshwari, 1955; Abe, 1972). Установлено, что при этих типах макрогаметогенеза наиболее часто отмечается ослабление функциональной активности халазальной части зародышевых мешков. В этом случае зародышевые мешки становятся фактически однополюсными и вполне возможно, что вследствие депрессии их халазальной части функциональная активность клеток микропилярной зоны может возрастать. Повышенная функциональная активность синергид, очевидно, препятствует их дифференциации. Слабая же степень дифференциации приводит к сохранению способности к делениям и образованию дополнительных зародышей.

Развитие эндосперма. Ко времени оплодотворения полярные ядра у *T. camschatcense* не сливаются, а находятся обычно вблизи друг от друга и располагаются в микропилярной части центральной клетки, около клеток яйцевого аппарата. Как уже было показано нами ранее (Наумова, Яковлев, 1975), полярные ядра у этого вида являются в большинстве случаев ядрами разных генераций. Проникающий в зародышевый мешок второй спермий перемещается к полярным ядрам, вступает с ними в контакт, и происходит тройное слияние, приводящее к формированию первичного ядра эндосперма. Позднее это ядро спускается в халазальную область центральной клетки, где и происходит его первое деление. В результате этого деления центральная клетка разделяется на две неравные части: на крупную микропилярную и значительно меньшую — халазальную. Это свидетельствует о том, что у *T. camschatcense*, подобно другим видам этого рода, формирующийся эндосперм является гелобиальным. После первого деления ядра несколько смещаются: халазальное — в сторону халазы, а микропилярное — в сторону микропиле и затем приступают к делениям. Ядра эндосперма имеют триплоидный набор хромосом — $3n=15$ (рис. 2, *6*). Формирующийся эндосперм микропилярной части зародышевого мешка является ядерным и лишь значительно позже в нем начинается клеткообразование. В эндосперме халазальной части наблюдаются также свободноядерные деления. Однако они часто сопровождаются нарушениями, и в связи с этим можно наблюдать ядра разных размеров и неправильной формы (рис. 2, *7*). Молодой эндосперм богат

крахмалом, который по мере созревания замещается маслами. В зрелом состоянии эндосперм составляет основную массу семени.

Мы полагаем, что описанный выше ход развития эндосперма обусловлен специфическим характером макрогаметогенеза, в результате которого формируются зрелые зародышевые мешки, халазальная часть которых обладает слабой функциональной активностью. Очевидно, различной функциональной активностью халазальной и микропилярной зон зародышевого мешка обусловливаются и отличия, наблюдаемые при гелобиальном типе развития эндосперма.

Заключение

Специфический ход макрогаметогенеза *T. camschatcense* завершается формированием целой серии зрелых зародышевых мешков, халазальная часть которых имеет слабую функциональную активность.

При снижении активности элементов халазальной части зародышевых мешков возрастает функциональная активность клеток микропилярной зоны, что препятствует их дифференциации. В связи с этим все три клетки яйцевого аппарата (две синергиды и яйцеклетка), являясь морфологически сходными, сохраняют свои половые потенции и способность к делениям. Это, как правило, приводит к одновременному развитию в зародышевом мешке двух зародышей: полового и дополнительного зародыша из гаплоидной синергиды.

Формирование эндосперма гелобиального типа также, вероятно, обусловлено разной функциональной активностью полюсов зрелого зародышевого мешка. Наличие депрессии в его халазальной зоне вызывает нарушения ядерных делений, в результате которых эта часть эндосперма со временем прекращает свое развитие и отмирает.

Наличие у *Trillium* ряда специфических морфологических и эмбриологических признаков характеризует этот род как весьма своеобразный. Выделение рода *Trillium* в отдельное семейство *Trilliaceae*, поддерживаемое некоторыми исследователями (Hutchinson, 1959, и др.), по нашему мнению, вполне оправдано.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1962). Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 5. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Крокер В., Л. Бартон. (1955). Физиология семян. — Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. (1975). Макрогаметогенез *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. Бот. ж., 60, 3. — Савина Г. И. (1965). Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis*. Бот. ж., 50, 1. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосемянных. Пробл. бот., III. — Abe K. (1972). Contributions to the embryology of family *Orchidaceae*. VII. A comparative study of the orchid embryo sac. Science Reports Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.) 36 : 179—201. — Atkinson G. F. (1899). Studies on reduction in plants. Bot. Gaz., 28 : 1—24. — Berg R. V. (1958). Seed dispersal, morphology and phylogeny of *Trillium*. Skrift. utgitt Det Norske Videnskaps-Acad. Oslo. I. Mat-Naturv. Klasse, 1. — Berg R. V. (1962). Contribution to the comparative embryology of the *Liliaceae*: *Scoliopus*, *Trillium*, *Paris* and *Medeola*. Skrift. utgitt Det Norske Videnskaps-Akad. Oslo, 1. Mat. Naturv. Klasse. Ny Ser., 4. — Cooper D. C. (1943). Haploid-diploid twin embryos in *Lilium* and *Nicotiana*. Amer. J. Bot., 30, 6. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. — Ernst A. (1902). Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum*. Flora, 91 : 1—46. — Hagerup O. (1947). The spontaneous formation of haploid and aneuploid embryos in some orchids. Det. K. G. L. Danske videnskabernes selskab. biol. meddelelser., XX, 9.— Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. — Jeffrey E. C., E. J. Haertl. (1939a). Apomixis in *Trillium*. Cellule, 48, 1. — Jeffrey E. C., E. J. Haertl. (1939б). The reproduction of unfertilized seeds in *Trillium*. Sciense, 90, 2323. — Johri B. M., S. P. Bhatnagar. (1957). Intracarpellary pollen grains in angiosperms. Phytomorphology, 7, 3—4. — Johri M. M. (1966). The style, stigma and pollen tube. II. Some taxa of the *Liliaceae* and *Trilliaceae*. Phytomorphology, 16, 1. — Maheshwari S. C. (1955). The occurense of bisporic embryo sacs in angiosperms. A critical review. Phytomorphology, 5, 1. — Nothnagel M. (1918). Fecundation and formation of the primary endo-

sperm nucleus in certain *Liliaceae*. Bot. Gaz., 66 : 143—161. — O n o T. (1928). Endosperm formation in the *Liliaceae*. Bot. Mag. (Tokyo), 42 : 445—448. — S a m e j i m a J., K. S a m e j i m a. (1962). Studies on the eastern asiatic *Trillium*. Acta Horti Gotoburgensis, 25 : 157—257. — S p a n g l e r R. C. (1925). The female gametophyte of *Trillium sessile*. Bot. Gaz., 79 : 217—221. — S t e n a r H. (1951). Zur Embryologie von *Haemanthus katharinae*, nebst Erörterungen über das helobial Endosperm in den *Amaryllidaceae* und *Liliaceae*. Acta Hort. Bergiana, 16. — S w a m y B. G. L. (1948). On the post-fertilization development of *Trillium undulatum*. Cellule, 52, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 X 1974.

SUMMARY

The pollination, fertilization, development of embryos from zygote and haploid synergide, as well as the formation of endosperm have been for the first time studied in *Trillium camschatcense*. The double fertilization goes on without any deviations and leads to the formation of diploid embryo and triploid endosperm. The presence of a low functional activity in the elements of the embryo sac chalazal zone conditions the helobial type of endosperm formation and promotes increase of functional activity and conservation of sexual potence in synergide, which results in formation of auxiliary haploid embryo. The embryogenesis of sexual embryo corresponds to the Solanad-type. The presence in *Trillum* of a number of peculiar embryological and morphological characters makes this genus highly specific, and its isolation into a separate *Trilliaceae* family seems justified.

УДК 581.15 : 511.162 : 576.32.32/.38 : 582.57

В. Г. Гриф, Л. И. Свешникова

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИНЕЙНЫХ РАЗМЕРОВ ХРОМОСОМ РАСТЕНИЙ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНИ СПИРАЛИЗАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* KER-GAWL.)

V. G. GRIF, L. I. SVESHNIKOVA. REGULARITY OF CHANGES IN LINEAR SIZES OF PLANT CHROMOSOMES AT DIFFERENT DEGREE OF SPIRALIZATION (EXEMPLIFIED BY *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* KER-GAWL.)

Изучен характер изменения линейных размеров метафазных хромосом и их плечей при разной степени их спирализации в митозе и при различных способах предфиксационной обработки. Показано, что длина хромосом и их плечей изменяется пропорционально исходной длине. Чем длиннее были хромосома или ее плечо в прометафазе или до предобработки, тем соответственно больше изменяется их длина.

Гетерохроматиновые участки в цикле спирализации прометафазных—метафазных хромосом не обусловливают дифференциальной сократимости хромосом и их плечей. Выявление гетерохроматиновых сегментов при предфиксационной обработке холодом также не вызывает дифференциального сокращения.

Степень сокращения каждой единицы исходной длины хромосом или их плечей (коэффициент сокращения) является величиной постоянной для данного варианта спирализации. Поэтому при разной степени спирализации метафазных наборов хромосом остаются неизменными такие показатели, как относительная длина хромосом в наборе и их центромерный индекс. Следовательно, при сравнительном анализе наиболее важным является идентификация хромосом набора и не требуется отбора метафазных пластинок по степени их спирализации.

Точное определение соотношения длин хромосом и их плечей в хромосомном наборе организма, популяции, вида и других таксонов имеет огромное значение для кариосистематики и цитогенетики. Основным вопросом при изучении хромосом и составлении идиограмм является характер изменчивости отдельных хромосом. В ряде работ приводятся данные о дифференциальной сократимости отдельных хромосом набора и даже разных плечей одной хромосомы в зависимости от их исходной длины и содержания в них гетерохроматина; указывается, что длинные хромосомы и длинные плечи хромосом сокращаются в размере больше, чем короткие, и что гетерохроматиновые участки сокращаются слабее, чем эухроматиновые. В результате изменяется соотношение хромосом в наборе по их относительной длине и меняется центромерный индекс отдельных хромосом (Sybenga, 1959; Patau, 1960; Sasaki, 1961; Прокофьева-Бельговская, Гиндилис, 1965; Гиндилис, 1966; Matern, Simak, 1968; Павулсоне и др., 1970; Иорданский и др., 1971; Павулсоне, Иорданский; 1971; Bentzer и др., 1971; Ананьев и др., 1973; Круминь, 1973, и др.). С другой стороны, в некоторых работах указывается на пропорциональное сокращение длины хромосом при разных уровнях спирализации наборов (Bajer, 1959; Takehisa, 1968, и др.).

Известно, что размеры хромосом варьируют даже в одном и том же организме в зависимости от ряда внутренних и внешних факторов. Размеры хромосом изменяются на протяжении цикла клеточного деления

(Darlington, Upcott, 1939; Sparrow, 1942; Svärdson, 1945; Bajer, 1959; Gimenez-Martin и др., 1963, и др.), в онтогенезе организма и в разных тканях даже одного органа (Навашин, 1934; Bennett, 1970, и др.), в зависимости от внешних условий (Pierce, 1937; Гриф, Соболева, 1965; Bennett, Rees, 1967, и др.), в том числе при изменении температуры (Сарана, 1930; Делоне, 1931; Wilson, Boothroyd, 1944; Bailey, 1952, 1958; Гриф, 1963а, и др.) и, наконец, при разных способах предфиксационной обработки и фиксации (Авдулов, 1931; Левитский, 1931; Levan, 1945; Гриф, 1960, и др.).

Вследствие такой вариабельности размеров хромосом чрезвычайно важно изучить характер их изменений при разной степени спирализации, установить закономерности изменения размеров хромосом и их плечей.

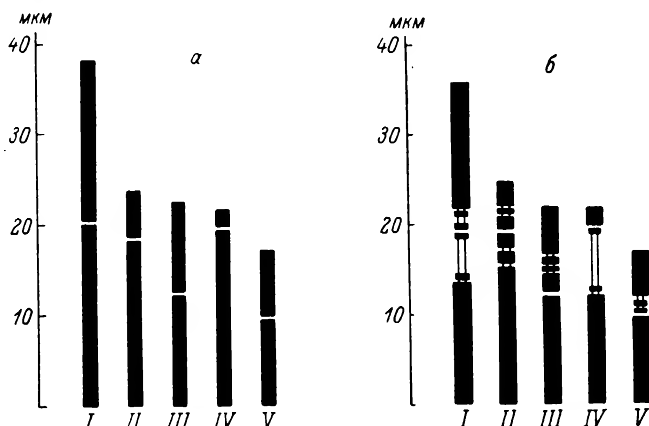


Рис. 1. Идиограмма гаплоидного набора хромосом *Trillium camschatcense* Ker-Gawl.

а — в обычных условиях, *б* — с выявленными холодом гетерохроматиновыми участками.

Прекрасным объектом для решения этих задач является род *Trillium* L. с его большими и легко идентифицируемыми хромосомами (Gotoh, Stow, 1930; Gotoh, 1933; Haga, 1934, и др.). Разные хромосомы *Trillium* содержат разное количество гетерохроматина; поэтому они являются идеальным объектом для выяснения влияния гетерохроматина на дифференциальную сократимость хромосом.

Объектом нашего исследования послужили хромосомы клеток меристемы корней *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. (популяция с о. Кунашир), выращиваемого в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР (Ленинград).

Корни фиксировались по Карнуа (6 : 3 : 1) и окрашивались по Фёльгену. Препараты приготовлялись методом раздавливания. Перед раздавливанием от апекса корня отрезались и удалялись чехлик и инициальная зона. Таким образом, анализировались хромосомы клеток собственно меристематической части корня около 1—1.5 мм длины. Этот метод приготовления препаратов использовался и в других опытах. Измерения хромосом производились на микрофотографиях. Хромосомы фотографировали на МФН-11 на пленку микрат 300. Конечное увеличение отпечатков 1500. Ошибка измерений ($p < 1\%$) одного порядка с выборочной статистической ошибкой.

Предварительно был изучен кариотип и установлено содержание гетерохроматина во всех 5 парах хромосом этого растения. Идиограмма построена на основании усреднения данных анализа хромосом 90 метафазных пластинок клеток меристемы корней (рис. 1, *а*, *б*).

Четкая идентификация всех 5 пар хромосом *Trillium camschatcense* иллюстрируется поликариограммой (рис. 2), на которой представлены хромосомы 10 метафазных наборов, зафиксированных без предобработки,

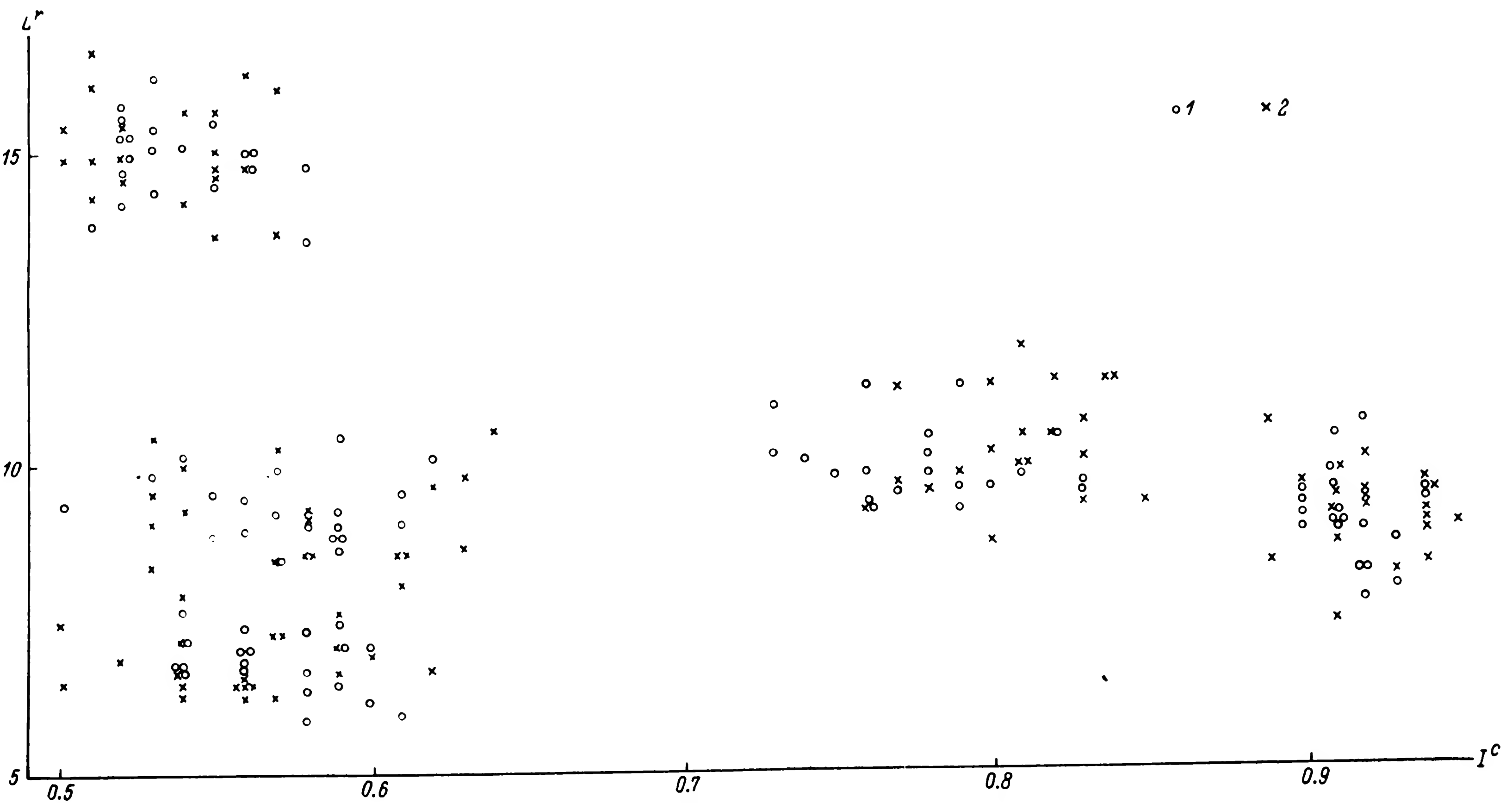


Рис. 2. Поликариограмма хромосом *Trillium camschatcense* Ker-Gawl.

L^r — относительная длина (отношение длины хромосомы к общей длине гаплоидного набора), I^c — центромерный индекс (отношение длины большего плеча к длине всей хромосомы); *1* — хромосомы без предфиксационной обработки; *2* — хромосомы после обработки колхицином или воздействия холода (0.5°).

и 10 наборов после предобработки колхицином и затем холодом (5 часов в 0.2% растворе колхицина и 65 часов при температуре 0.5°). В обоих случаях для поликариограммы отобраны метафазные наборы с крайней степенью сокращения хромосом (сильной и слабой). Несмотря на это, на поликариограмме не наблюдалось ни одного случая «нарушения границ» районов разброса, характерных для этих 5 пар хромосом.

Как видно из приведенных данных (табл. 1, рис. 1 и 2), все 5 пар хромосом *Trillium* легко различаются: I пара субметацентрических хромосом значительно больше остальных, II, III и IV пары почти не отличаются по длине, но хорошо различаются по центромерным индексам[1] (0.77, 0.56 и 0.90 соответственно), и, наконец, V пара субметацентрических хромосом значительно меньше остальных. Кроме того, все хромосомы *Trillium* различаются по величине гетерохроматиновых участков. Наибольший интерес для изучения влияния гетерохроматина на дифференциальную сократимость хромосом представляют I, III и IV пары хромосом: плечи I пары почти не различаются по длине (центромерный индекс 0.53), но в более длинном плече гетерохроматиновые участки составляют около 26% длины, а в более коротком не более 8%; III и IV пары хромосом мало отличаются по длине (22.6 и 21.8 мкм), но различаются по гетерохроматиновым участкам — в III паре они составляют не больше 8% длины, а в IV — 30%.



Рис. 3. Хромосомы из меристемы корня *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. после предфиксационной обработки колхицином и холодом.

Широкое применение различных методов предфиксационной обработки материала в целях сокращения длины хромосом и выявления их вторичных структур требует точного знания закономерностей изменения хромосом при таких воздействиях. В связи с этим нами было проведено сравнительное изучение размеров хромосом меристемы корней растений, зафиксированных без предобработки, и хромосом корней, предварительно выдержанных в 0.05% растворе колхицина в течение 5 часов (для их укорочения и распрямления), а также хромосом корней после обработки их колхицином и воздействия холодом (5 часов в 0.02% растворе колхицина, а затем 65 часов при температуре 0.5°). Воздействие холодом выявляет гетерохроматиновые участки хромосом *Trillium*.

Были сопоставлены результаты измерения хромосом из 28 метафазных пластинок в каждом из этих вариантов (табл. 1, А). Несмотря на разную степень сокращения хромосом при различных методах предварительной обработки, относительная длина каждой хромосомы набора и ее центромерный индекс оказались практически одинаковыми. Следовательно, изменение длины хромосом и их плечей при различных предобработках происходит пропорционально их исходной длине.

Особо следует подчеркнуть, что после 65-часового воздействия холодом в хромосомах выявлены гетерохроматиновые участки, которые прекрасно видны на препаратах как более слабо окрашенные (рис. 3). Как уже указывалось, III и IV пары хромосом сильно различаются по содержанию гетерохроматина; тем не менее после выявления этих участков

[1] Мы рассматриваем центромерный индекс как отношение длины большего плеча к длине всей хромосомы. В этом случае индекс является величиной с фиксированными границами — от 0.5 до 1, что удобнее других критериев его определения.

ТАБЛИЦА 1

Длина метафазных хромосом *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. в естественных условиях и после различных предфиксационных обработок

	Вариант опыта	Длина хромосом, мкм $\bar{x} \pm m$					Относительная длина хромосом, %					Центромерный индекс				
		I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Хромосомы метафазных наборов разных корней	А. Предфиксационная обработка:															
	Без обработки (контроль)	38.7±0.6	26.4±0.6	23.6±0.5	23.6±0.4	17.5±0.4	29.8	20.4	18.2	18.2	13.5	0.53	0.80	0.57	0.92	0.56
	Колхицин	35.5±0.5	24.9±0.3	22.9±0.4	22.1±0.3	17.1±0.3	29.1	20.4	18.3	18.1	14.1	0.53	0.78	0.57	0.91	0.56
	Колхицин+холод	32.7±0.4	22.7±0.3	20.6±0.3	20.4±0.3	15.5±0.2	29.2	20.3	18.5	18.3	13.8	0.53	0.78	0.57	0.91	0.58
	Б. Без предфиксационной обработки:															
	Средняя длина хромосом	38.2±0.6	23.8±0.4	22.6±0.4	21.8±0.3	17.3±0.3	30.9	19.3	18.4	17.6	14.0	0.53	0.77	0.56	0.90	0.56
	Средняя длина «длинных»	45.1±0.4	26.9±0.4	26.6±0.6	25.7±0.6	19.9±0.3	31.3	18.6	18.5	17.9	13.8	0.53	0.76	0.56	0.91	0.56
	Средняя длина «коротких»	32.5±0.4	21.3±0.4	20.1±0.4	19.1±0.5	15.5±0.2	30.0	19.6	18.4	17.6	14.3	0.52	0.77	0.55	0.90	0.55
Хромосомы метафазных наборов одного корня	В. Предфиксационная обработка колхицином и холодом															
	Средняя длина хромосом	35.4±0.4	24.4±0.3	21.6±0.3	21.4±0.3	16.6±0.2	29.7	20.4	18.1	17.9	13.9	0.53	0.78	0.56	0.92	0.58
	Средняя длина «длинных»	40.4±0.5	27.3±0.5	24.2±0.5	23.7±0.6	18.5±0.3	30.1	20.3	18.0	17.6	14.9	0.54	0.78	0.56	0.92	0.58
	Средняя длина «коротких»	31.6±0.3	22.2±0.3	20.1±0.2	19.6±0.2	15.4±0.2	29.1	20.3	18.4	18.1	14.1	0.54	0.77	0.56	0.91	0.58

посредством указанной обработки относительная длина хромосом этих пар не изменилась. Далее, I пара субметацентрических хромосом отличается по содержанию гетерохроматина в ее плечах, и, несмотря на это, во всех вариантах данного опыта ее центромерный индекс оказался одинаковым. Следовательно, степень сокращения длины хромосом и их плечей при разных предобработках не зависит от количества гетерохроматина.

Для более точного определения характера сокращения длины хромосом мы определили коэффициент сокращения (или спирализации). Этот коэффициент мы определяем как отношение разности между длиной хромосомы в опыте без предобработки и длиной в одном из вариантов опыта к ее исходной длине (т. е. к ее длине без предобработки). Ошибка этого коэффициента вычислялась по формуле (Урбах, 1963)

$$\frac{m_{x_1}}{x_2} = \frac{\sqrt{\bar{x}_1^2 \cdot m_2^2 - \bar{x}_2^2 \cdot m_1^2}}{\bar{x}_2^2}.$$

Как видно из данных, приведенных в табл. 2 (варианты А и Б), этот коэффициент для хромосом всех пар практически одинаков. Небольшие различия между коэффициентами сокращения отдельных хромосом и даже между хромосомами I и V недостоверны.

В исследованиях по кариосистематике и цитогенетике для приготовления препаратов широко применяется метод раздавливания материала после мацерации. Этот метод имеет ряд существенных достоинств, но на препаратах, приготовленных этим методом, невозможно установить принадлежность клеток к определенной зоне меристемы и точное положение клетки в митотическом цикле. Между тем известно, что в ходе митоза, от прометафазы до анафазы, длина хромосом может уменьшиться более чем в 2 раза, а в разных зонах меристемы хромосомы также различаются по длине (например, в периблеме и плероме корня); из этого очевидна важность изучения закономерностей изменения метафазных хромосом с разной степенью спирализации в пределах одного органа и организма. В этом плане нами было проведено два опыта. Прежде всего был проведен анализ 90 метафазных наборов из корней, фиксированных без предварительной обработки; была измерена длина 180 хромосом всех 5 пар и длина их плечей. Затем из 90 метафазных пластинок было отобрано по 16 с наиболее длинными и наиболее короткими хромосомами, т. е. наиболее резко различающихся по степени спирализации. Результаты измерений представлены в табл. 1, Б. Из приведенных данных видно, что, несмотря на большие различия между «длинными» и «короткими» хромосомами ($\approx$30%), относительная длина и центромерные индексы всех хромосом набора практически одинаковы. Следовательно, изменение размеров хромосом и их плечей в ходе митоза происходит пропорционально их исходной длине.

Во втором опыте изучались хромосомы меристемы корней, предварительно обработанных 0.02% раствором колхицина в течение 5 часов, а затем находившихся в холодильнике при 0.5° в течение 65 часов. Этот опыт представляет особый интерес, так как все метафазные пластинки были из одного корня. Из 67 метафазных пластинок было отобрано по 14 наборов с наиболее длинными и наиболее короткими хромосомами. Результаты измерений представлены в табл. 1, В. В этом опыте разница между парами «длинных» и «коротких» хромосом меньше вследствие предфиксационной обработки колхицином и холодом. Однако и в этом случае относительная длина хромосом и их центромерные индексы оказались одинаковыми. Коэффициент сокращения (табл. 2, Г), как и в первом случае (табл. 2, В), практически одинаков у всех хромосом, хотя разница в абсолютной длине хромосом значительна: так, хромосомы I пары более чем в 2 раза длинее V пары.

В этом опыте, как и в других опытах с различной предфиксационной обработкой, в результате воздействия холодом выявлены гетерохроматиновые сегменты разного размера. Можно было ожидать их различного

ТАБЛИЦА 2

Коэффициент сокращения длины метафазных хромосом в естественных условиях и после различных предфиксационных обработок

	Варианты опыта	Пары хромосом I	II	III	IV	V
Хромосомы метафазных наборов разных корней	А. Предфиксационная обработка колхицином:					
	Средняя длина без предобработки	38.7	26.4	23.6	23.7	17.5
	Средняя длина после предобработки	35.5	24.9	22.2	22.1	17.1
	Разность	3.2	1.5	1.4	1.6	0.4
	Коэффициент сокращения	0.08±0.02	0.06±0.02	0.06±0.03	0.07±0.02	0.03±0.02
	Б. Предфиксационная обработка колхицином и холодом:					
	Средняя длина без предобработки	38.7	26.4	23.6	23.7	17.5
	Средняя длина после предобработки	32.7	22.7	20.6	20.4	15.5
	Разность	6.0	3.7	3.0	3.2	2.0
	Коэффициент сокращения	0.16±0.02	0.14±0.02	0.12±0.02	0.14±0.02	0.12±0.02
	В. Без предфиксационной обработки:					
	Средняя длина «длинных» хромосом	45.1	26.9	26.6	25.7	19.9
	Средняя длина «коротких» хромосом	32.5	21.3	20.1	19.1	15.5
	Разность	12.6	5.6	6.5	6.6	4.4
	Коэффициент сокращения	0.28±0.02	0.21±0.02	0.25±0.02	0.26±0.03	0.22±0.02
Хромосомы метафазных наборов одного корня	Г. Предобработка колхицином и холодом:					
	Средняя длина «длинных» хромосом	40.4	27.3	24.2	23.7	18.5
	Средняя длина «коротких» хромосом	31.7	22.2	20.1	19.6	15.4
	Разность	8.7	5.1	4.1	4.1	3.1
	Коэффициент сокращения	0.22±0.01	0.19±0.02	0.17±0.02	0.17±0.02	0.17±0.02

влияния на дифференциальную сократимость хромосом. Однако относительная длина хромосом и их центромерные индексы оказались такими же, как в контроле и в других опытах. Различие в одну-две сотых по центромерным индексам во всех опытах находятся в пределах ошибки измерения ($p < 1\%$).

В вышеописанных опытах плечи I хромосомы различались по размеру (маленькое и большое), но размеры гетерохроматиновых участков плечей этой хромосомы (рис. 1, *Б*) позволяют безошибочно отличать их и тем самым избежать ошибки, которая возможна, когда мы определяем их просто по длине. Были отобраны 25 хромосом с хорошо выраженными участками гетерохроматина, в которых измерялись отдельно плечи с большими участками гетерохроматина и с маленькими участками его. Были получены следующие результаты: длина плеча с большим гетерохроматиновым участком — 19.5 мкм, второго плеча — 16.6 мкм, общая длина 36.1 ± 0.7 мкм, центромерный индекс 0.54. Таким образом, несмотря на выявление гетерохроматиновых участков, центромерный индекс не изменился (сравните с табл. 1).

Из всех этих данных следует, что размеры гетерохроматиновых участков и степень их выявления при воздействии холодом не влияют на изменение длины хромосом как в митотическом цикле, так и при различных предфиксационных обработках.

На идиограмме (рис. 1, *а*) хромосомы гаплоидного набора расположены по длине на основании средних данных. Представляет интерес анализ порядка расположения хромосом по их длине во всех исследованных метафазных наборах в сравнении с их расположением на основе средних данных.

Анализ всех метафазных наборов в трех вариантах опыта показал, что нормальное расположение, соответствующее средним данным (рис. 1, *а*), наблюдается более чем у 60% метафазных наборов. Во всех случаях I и V пары хромосом занимают свои места, II пара находится на своем месте в 90% случаев, а III и IV пары в 70% случаев. Другие изменения порядка расположения хромосом встречаются в виде исключения (1—5%). Таким образом, чаще всего меняются местами III и IV пары хромосом, разница в длине которых минимальна и недостоверна; несмотря на это, у 70% проанализированных метафазных пластинок они располагаются в нормальной последовательности по своей длине. Эти факты также являются хорошим подтверждением пропорциональности изменения длины хромосом в метафазных наборах с разной степенью спирализации.

Аналогичные данные получены одним из авторов этой статьи при изучении действия низких температур на митоз и хромосомы растений (Гриф, 1963а). В этой работе не ставилось целью изучение дифференциальной спирализации хромосом, но полученные материалы по изменению хромосом у *Crepis capillaris* (L.) Wall. и *Haplopappus gracilis* (Nutt) Gray показывают, что изменение длины хромосом под влиянием холода происходит строго пропорционально их исходной длине. Так, у всех 3 пар хромосом *Crepis* максимальное сокращение длины составляло соответственно 68, 66 и 68% от их исходной длины, а у 2 пар хромосом *Haplopappus* — 67 и 66%. Эти данные свидетельствуют о том, что пропорциональное сокращение длины хромосом в митозе характерно не только для *Trillium*, но имеет место и у других видов растений.

Можно предположить, что хромосомы, основой строения которых является многократно спирализованная элементарная нить ДНП или пучок нитей (Баранецкий, 1880; Fujii, 1926; Гриф, 1963б; Поляков и др., 1969; Nakanishi и др., 1970; Robert, Plauchu, 1972; Ченцов и др., 1973; Frederic, Disteche, 1973, и др.), в ходе митотического цикла и при различных воздействиях претерпевают во всех своих частях одинаковые конфигурационные изменения.

Таким образом, изучение характера изменения размеров метафазных хромосом и их плечей при разной степени их спирализации в митотическом цикле и при разных способах предфиксационной обработки, проведен-

ное на трех видах растений, показало, что длина хромосом и их плечей изменяется пропорционально их исходной длине. Следовательно, при сравнительном анализе хромосом наиболее важным является идентификация хромосом набора, а не степень их спирализации. Несомненно, выполненные нами исследования должны быть расширены с привлечением других видов растений, для того чтобы установить являются ли установленные нами закономерности общими для всех растений.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаковых. — Ананьев Е. В., В. М. Гиндилис, А. А. Прокофьева-Бельговская. (1973). Морфометрический анализ митотических хромосом *Drosophila melanogaster* (идиограмма и гетерохроматические районы). Изв. АН СССР, сер. биол., 2 : 242—251. — Баранецкий О. В. (1880). О делении ядра в производящих клетках цветения у *Tradescantia*. Речи и протоколы VI съезда русских естествоиспытателей и врачей в С.-Пб-ге. Отдел II : 9—11. — Гиндилис В. М. (1966). Митотическая спирализация хромосом и кариограммный анализ у человека. Цитология, 8, 2 : 144—157.— Гриф В. Г. (1960). О применении оксихинолина для изучения хромосом. Цитология, 2, 1 : 88—89. — Гриф В. Г. (1963а). Действие низких температур на митоз и хромосомы растений. Цитология, 5, 4 : 404—413. — Гриф В. Г. (1963б). Изменение формы соматических хромосом как подтверждение их спирального строения. Цитология, 5, 5 : 582—584. — Гриф В. Г., Т. И. Соболева. (1965). Изменения морфологии хромосом, вызванные действием внешних условий. Бот. ж., 50, 1 : 109—112. — Делоне Л. Н. (1931). Укорочение хромосом при охлаждении. Зап. Маслівськ. інст. селекціі, IV, 2. — Иорданский А. Б., А. Р. Круминь, С. А. Павулсоне, Н. С. Бадаев, Г. В. Дерягин. (1971). Влияние дифференциальной спирализации на линейные и относительные параметры хромосом. ДАН СССР, 201, 2 : 469—472. — Круминь А. Р. (1973). Дифференциальная спирализация хромосом обезьяны Macaca mulatta и критерии отбора метафаз для морфометрического анализа. Цитология, 15, 1 : 36—44. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 1 : 19—176. — (Навашин М. С.) (Navashin M.) (1934). Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. Cytologia (Intern. J. Cytol.) 5, 2 : 169—203. — Павулсоне С. А., А. Б. Иорданский. (1971). Новый способ повышения разрешающей способности кариограммного анализа. Генетика, 7, 4 : 149—153. — Павулсоне С. А., А. Б. Иорданский, В. М. Гиндилис. (1970). Сравнительно-морфометрический анализ хромосом *Allium cepa* L. и *Allium fistulosum* L. Генетика, VI, 2 : 40—56. — Поляков В. Ю., Ю. С. Ченцов, В. И. Васин. (1969). Принципы структурной организации митотических хромосом некоторых высших растений. Цитология, 11, 12 : 1477—1484.— Прокофьева-Бельговская А. А., В. М. Гиндилис. (1965). Идентификация хромосом человека. Изв. АН СССР, сер. биол., 2 : 188—200. — Сарана М. О. (1930). Вкорочення хромосом підо впливом холоду у хлібних колосковців. Вісник прикл. бот. Харків, 5—6 : 15—22. — Урбах В. Ю. (1963). Математическая статистика для биологов и медиков. — Ченцов Ю. С., В. Ю. Поляков, В. И. Васин. (1973). Ультраструктура митотических хромосом на тотальных препаратах эндосперма тюльпана. ДАН СССР, 209, 3 : 710—712. — Bailey P. C. (1952). Differential reactivity in six species of *Trillium*. Bull. Torrey Bot. Club, 79, 6 : 451—458. — Bailey P. C. (1958). Differential chromosome segments in eight species in *Trillium*. Bull. Torrey Bot. Club, 85, 3 : 201—210. — Bajer A. (1959). Change of length and volume of mitotic chromosomes in living cell. Hereditas, 45, 4 : 579—596. — Bennett M. D. (1970). Natural variation in nuclear characters of meristems in *Vicia faba*. Chromosoma, 29, 3 : 317—335. — Bennett M. D., H. Rees. (1967). Natural and induced changes in chromosome size and mass in meristems. Nature, 215, 5096 : 93—94. — Bentzer B., R. v. Bothmer, L. Engstrand, M. Gustafsson, S. Snogerup. (1971). Some sources of error in the determination of arm ratios of chromosomes. Bot. notis., 124, 1 : 65—74. — Darlington C. D., M. B. Upcott. (1939). The measurement of packing and contraction in chromosomes. Chromosoma, 1, 1 : 23—32. — Frederic J., C. Disteche. (1973). Quelques donnees recentes sur la structure et l'identification des chromosomes. Arch. biol., 84, 1 : 115—145. — Fujii K. (1926). Recent progress in cytology and its methods of investigation. Jap. Assoc. Adv. Sci., 2. — Gimenez-Martin G., J. F. Lopez-Saez, A. Gonzalez-Fernandes. (1963). Somatic chromosome structure. (Observations with the light microscope). Cytologia, 28, 4 : 381—389.— Gotoh K. (1933). Karyologische Studien an *Paris* und *Trillium*. Jap. J. Genet., 8 : 197—203. — Gotoh K., I. Stow. (1930). Karyologische Studien an *Paris* und *Trillium*. Jap. J. Genet., 5 : 114—117. — Haga T. (1934). The comparative morphology of the chromosome complement in the tribe *Parideae*. J. Fac. Sci., Hokkaido Imper. Univ., ser. V, 3, 1 : 1—32. — Levan A. (1945). Cytological reactions induced by inorganic salt solutions. Nature, 156, 3973 : 751—752. — Matern B., M. Simak. (1968). Statistical problems in karyotype analysis. Hereditas, 59, 2—3 : 280—288. —

N a k a n i s h i Yuh H., Utsumi S h u n s a k u, I-min L i u. (1970). Demonstration of the spiral structure of chromosomes by high voltage electron microscopy. Jap. J. Genet., 45, 4 : 313—315. — P a t a u K. (1960). The identification of individual chromosomes especially in man. Amer. J. Human Genetics, 12 : 250—276. — P i e r c e W. P. (1937). The effect of phosphorus on chromosome and nuclear volume in violet species. Bull. Torrey Bot. Club, 64, 6 : 345—355. — R o b e r t J. M., H. P l a u c h u. (1972). Structure du chromosome des organismes eucaryotes. Lyon med., 228, 19 : 671—684. — S a s a k i M. (1961). Observations on the modification in size and shape of chromosome due to technical procedure. Chromosoma (Berl.), 11, 5 : 514—522. — S p a r r o w A. H. (1942). The structure and development of the chromosome spirals in microspores of *Trillium*. Canad. J. Res., 20, 4 : 257—266. — S v ä r d s o n G.(1945). Chromosome studies on Salmonidae. Meddel. Stat. Försöksants. Sötvatt.-fiske., 23 : 1—151. — S y b e n g a J. (1959). Some sources of error in the determination of chromosome length. Chromosoma (Berl.), 10, 4 : 355—364. — T a k e h i s a Shin. (1968). Colchicine-induced supercontraction of chromosomes and heterochromatic segments in *Vicia faba*. Jap. J. Genetics, 43, 2 : 149—152. — W i l s o n G. B., E. R. B o o t h r o y d. (1944). Temperature-induced differential contraction in the somatic chromosomes of *Trillium erectum* L. Canad. J. Res., 22, 3 : 105—119.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 7 I 1974.

SUMMARY

In the process of studying changes in linear sizes of plant chromosomes at different degree of spiralization in mitosis and with different methods of prefixation treatment, it has been shown that the length of chromosomes and their arms changes in proportion with their initial length.

The heterochromatin segments of chromosomes do not cause differential contraction of chromosomes, or their arms.

The degree of contraction of each original chromosome or arm unit (contraction coefficient) is a constant value for each particular spiralization variant. Thus, the relative chromosome lengths and their centromere index remain invariable at different degree of spiralization of metaphase chromosome sets. Consequently, in the process of comparative chromosome analysis the most important thing is the identification of chromosomes in sets, and not the degree of their spiralization.

УДК 581.9 (47) 581.526.425

А. В. Шаткаускас

НЕКОТОРЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

A. V. SHATKAUSKAS. SOME GEOGRAPHICAL PECULIARITIES OF EAST-EUROPAEAN BROAD-LEAVED FORESTS

Приведены результаты анализа 12 геоботанических профилей в широколиственных лесах европейской части СССР. На примере ключевого участка в Теллермановском лесничестве показана методика выделения единиц растительности при помощи диаграммы Чекановского. Объем классификационных подразделений сопоставлен с ассоциациями советской и франко-швейцарской геоботанических школ. Выделены 4 союза ассоциаций, имеющие определенную географическую локализацию. Названия подразделений включают дифференциальные виды восточноевропейских широколиственных лесов.

Леса Восточной Европы, состоящие из дуба *Quercus robur*,[1] ясеня *Fraxinus excelsior*, липы *Tilia cordata*, кленов — *Acer platanoides* и *A. campestre*, ильма *Ulmus glabra*, вяза *Ulmus laevis* и других пород, принято называть широколиственными лесами, или дубравами. Последнее название менее удачно, поскольку на западе в составе «дубрав», кроме дубов — черешчатого, пушистого *Quercus pubescens* и сидячецветкового *Q. petraea*, в строении древостоя большое участие принимают граб *Carpinus betulus*, явор *Acer pseudoplatanus* и бук *Fagus sylvatica*. На Русской равнине, по мнению С. Ф. Курнаева (1968), в зоне широколиственных лесов коренными являются сообщества с господством липы с той или иной примесью дуба и других широколиственных пород, и лишь в зоне лесостепи в качестве коренных выступают фитоценозы с господством дуба.

Восточноевропейские широколиственные леса встречаются в основном в пределах Европейской широколиственной лесной и Европейско-Сибирской лесостепной областей, где они являются зональными (Геоботаническое районирование СССР, 1947). Кроме того, они встречаются на юге Европейско-Сибирской подобласти Евразиатской хвойнолесной (таежной) области, а также в Евразиатской степной области.

Существует огромное количество публикаций, посвященных происхождению, истории, классификации, географическим особенностям, структуре, динамике и другим геоботаническим и лесоводственным характеристикам отдельных массивов широколиственных лесов. Монографические же сводки отсутствуют, за исключением монографии Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1971) об ацидофильных дубравах Украины. Ввиду того что отсутствуют работы, охватывающие Среднерусские и Закамские широколиственные леса в целом, ниже представлена первая попытка подобного рода. Автор ставит своей целью с помощью объективных методов провести сопоставление лесов этого региона.

Изучались широколиственные леса, а также дубравы на месте дубососняков в пределах Белогородской, Тульской, Пензенской, Ульянов-

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР» с исправлениями согласно «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“» (тт. I—XXX) С. К. Черепанова (1973).

ской, Куйбышевской и Оренбургской областей, в Мордовской, Татарской и Башкирской АССР. В каждом из перечисленных административных подразделений по единой методике были изучены 1—2 ключевых участка в наиболее сохранившихся лесных массивах (рис. 1). Каждый из 12 ключевых участков представляет собой геоботанический профиль длиной от 2 до 4.5 км. Расстояния измерялись мерной лентой, превышения и углы наклона — эклиметром и нивелиром. С целью получения однородных описаний новое описание составлялось при каждой смене растительности или экотопических условий.

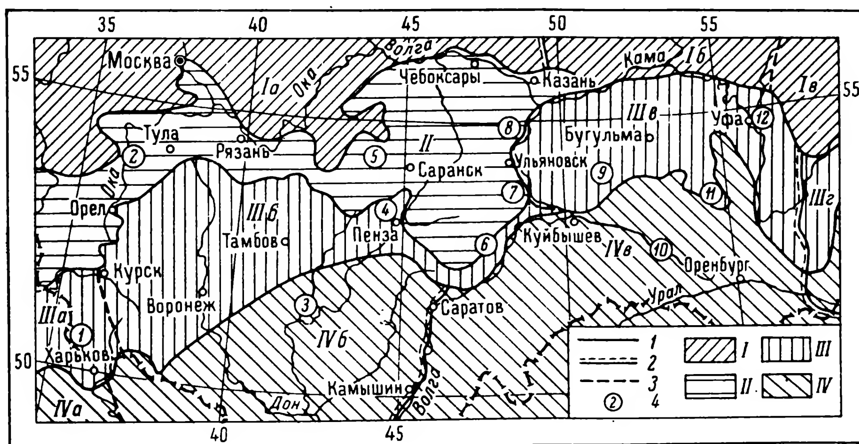


Рис. 1. Схема размещения ключевых участков в восточноевропейских широколиственных лесах.

Геоботанические границы (согласно «Геоботаническому районированию СССР», 1947): *1* — областей, *2* — провинций, *3* — подпровинций, *4* — номера ключевых участков.

I — Европейско-Сибирская подобласть темнохвойных лесов Евразиатской хвойнолесной (таежной) области: *а* — Восточноевропейская провинция, *б* — Предсибирская подпровинция Урало-Алтайской провинции, *в* — Западносибирская подпровинция Урало-Алтайской провинции.

II — Среднерусская подпровинция Восточноевропейской провинции Европейской широколиственной лесной области.

III — Европейско-Сибирская лесостепная область: *а* — Среднеднепровская подпровинция Восточноевропейской провинции, *б* — Среднедонская подпровинция Восточноевропейской провинции, *в* — Закамская подпровинция Восточноевропейской провинции, *г* — Западносибирская провинция.

IV — Евразиатская степная область: *а* — Черноморско-Азовская подпровинция Восточноевропейской (Понтической) провинции, *б* — Среднедонская подпровинция Восточноевропейской (Понтической) провинции, *в* — Заволжско-Уральская подпровинция Казахстанской провинции.

Ассоциации и союзы ассоциаций выделялись методом Чекановского (Czekanowski, 1909, 1913; Kulczyński, 1928). Проводился расчет по той или иной формуле коэффициентов сходства между всеми парами совокупности анализируемых описаний; затем на основе полученных данных составлялась диаграмма и производились перестановки описаний до тех пор, пока описания, наиболее близкие по заданным параметрам, не оказывались расположенными рядом (подробнее см. у Макаревич, 1967, 1971; Шаткаускас, 1973, и др.). Следует подчеркнуть, что порядок следования описаний друг за другом на диаграмме может быть единственно возможным. Это исключает субъективную интерпретацию материала. Данный метод позволяет также производить оценку собранного материала — его пригодность для целей классификации (Guinochet, Casal, 1957).

Выбор формулы для подсчета коэффициентов сходства зависит от личного усмотрения исследователя. Одновременный учет качественных (флористический состав) и количественных (обилие и др.) показателей в настоящее время не осуществим (Фрей, 1967) ввиду того, что отсутствуют научное обоснование и количественное выражение этих двух категорий (Александрова, 1969; Василевич, 1971).

Из множества формул, учитывающих те или иные параметры фитоценозов, мы остановились на формуле Жаккара (Jaccard, 1902), используя лишь полный флористический список сообществ.

$$K = \frac{c}{a + b - c} 100\%,$$

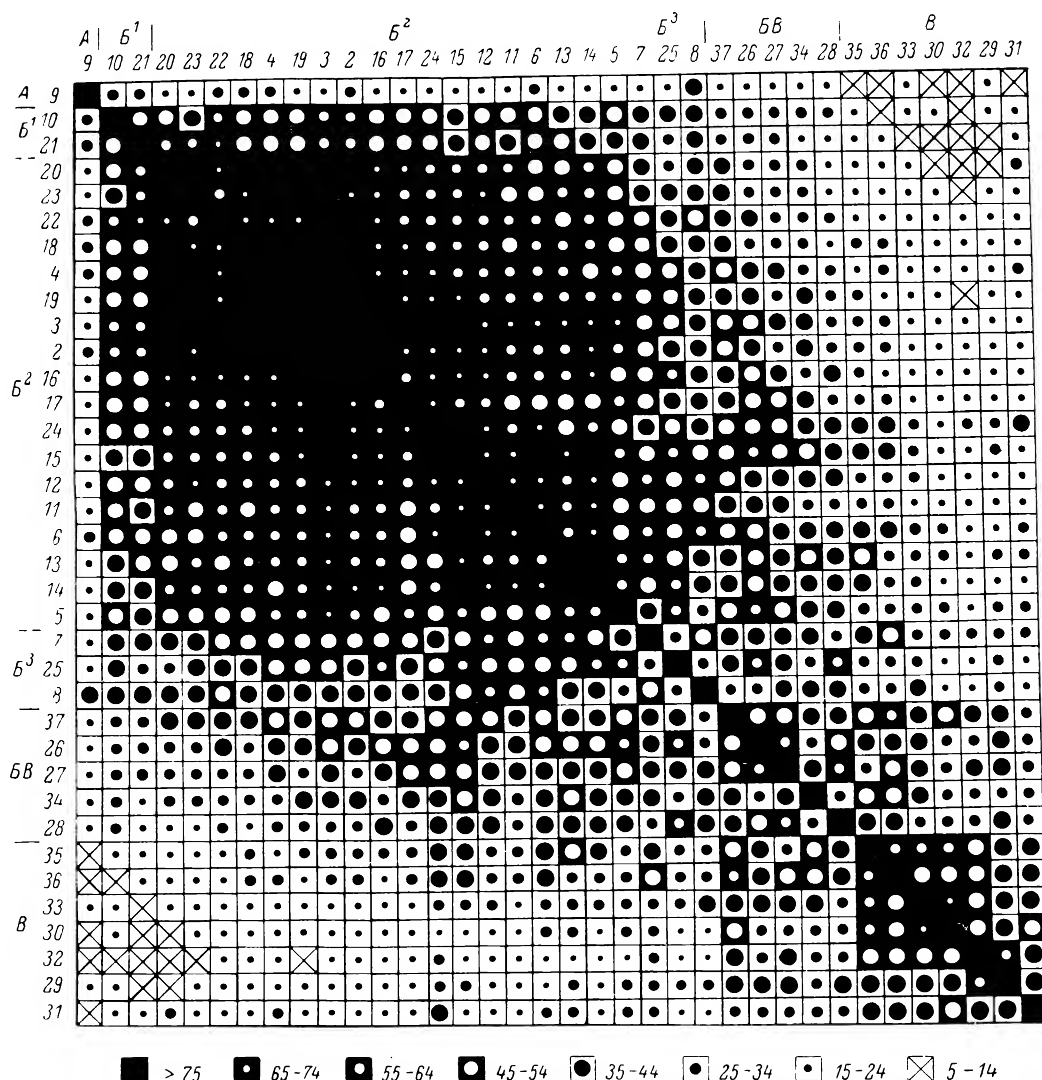


Рис. 2. Диаграмма флористического сходства фитоценозов ключевого участка в Теллермановском лесничестве.

Цифры по краям диаграммы соответствуют номерам описаний, *буквы* — группам описаний. *Сплошной линией* отделены группы, *пунктирной* — подгруппы описаний. *Внизу* — шкала степени флористического сходства фитоценозов друг с другом (в процентах).

где a — число видов в одном описании, b — число видов в другом из сравниваемых описаний, c — число общих, совпадающих для этих двух описаний видов.

Конкретные результаты обработки данных проиллюстрируем на примере анализа фактического материала, собранного в Теллермановском опытном лесничестве Лаборатории лесоведения АН СССР (Воронежская область). Все 36 анализируемых фитоценозов представляется возможным разбить на 4 группы: А, Б, БВ, В (рис. 2). Хорошо выражена лишь группа Б, которую можно подразделить на 3 подгруппы: Б¹, Б², Б³ и

Рис. 3. Геоботанический профиль ключевого участка в Теллермановском лесничестве.

Цифрами обозначены номера описаний; *буквами* — группы описаний, соответствующие диаграмме (рис. 2).

Почвы профиля: $Л_2$ — серая лесная, $Л_3$ — темносерая лесная, $Л^{св}$ — светлосерая лесная солонцеватая, $Л_2^{сн}$ — серая лесная солонцеватая, $Л_3^{сн}$ — темносерая лесная солонцеватая. *Сплошной линией* отделены фитоценозы, относимые к самостоятельным группам описаний; *пунктирной* — к подразделениям внутри группы.

группа В. Группа описаний БВ является переходной между этими основными подразделениями. Основанием для ее выделения послужил сходный характер изменения коэффициентов по отношению к фитоценозам других групп.

При сопоставлении выделенных единиц с рельефом и почвами ключевых участков (рис. 3) выявлены следующие закономерности. Изменения уклона и экспозиции поверхности, а также вида почвы не всегда отражаются на однородности групп фитоценозов. Так, подгруппе $Б^2$ свойственны преимущественно плакорные местообитания с темносерыми лесными почвами ($Л_3$). Однако фитоценозы этой подгруппы занимают также склоны различной экспозиции и крутизны (описания 11—20), к тому же они встречаются на серых лесных почвах ($Л_2$) (описания 5 и 6). Подгруппа $Б^3$ встречается на склонах южной экспозиции на серых лесных солонцеватых ($Л_2^{сн}$) и на темносерых лесных почвах ($Л_3$). Фитоценозы подгруппы $Б^1$ приурочены к склонам северной экспозиции с серыми лесными солонцеватыми ($Л_2^{сн}$) или серыми лесными ($Л_2$) почвами. В днище балки с временным проточным увлажнением встречается сообщество (группа А) на темносерой солонцеватой почве.

Крутому протяженному склону к р. Хопру на светлосерых солонцеватых почвах соответствуют группы фитоценозов БВ и В. При этом на наиболее крутых склонах, где процесс рассоления почвы идет быстрее, встречаются сообщества группы БВ, на более пологих — группа В.

Генезис почв ряда лесных островов в европейской части СССР, далеко продвинутых к югу, представляется Ю. Д. Клеопову (1941) как процесс рассоления первичных солончаков. Эти почвы являются брешью в степном покрове для лесных видов ввиду неустойчивости почвенно-поглощающего комплекса из-за отсутствия кальция (Гедройц, 1926). Под влиянием леса первичные солончаки превращаются в солоди, имитирующие по своим характеристикам серые лесные суглинки. Придерживаясь воззрения на засоление почвы как на остаточное явление, можно предположить, что сообщества группы Б более древние, а стало быть, с более выработанными устойчивыми структурой и составом, чем фитоценозы ассоциации БВ и В. Наш фактический материал как будто подтверждает это предположение.

Различия в местообитаниях фитоценозов, отнесенных к разным группам (обозначенным различными буквами), значительно больше, чем между местообитаниями подгрупп (имеющих цифровые индексы), это же относится и к фитоценотическим различиям. На основании данных диаграммы и распределения намеченных единиц на профиле группы сообществ мы считаем ассоциациями, а подгруппы — субассоциациями.

Анализ таблицы распределения видов (табл. 1) показывает, что наряду с видами, встречающимися почти во всех группах сообществ, такими как *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis*, *Carex pilosa*, *Lathyrus vernus*, имеются виды, свойственные только одной или двум смежным ассоциациям и отсутствующие в других. Так, в ассоциациях А и Б встречается *Aegopodium podagraria*, только в ассоциации Б — *Asperula odorata*. В ассоциациях А, Б и БВ встречаются *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Corylus avellana* и др. Только двум — БВ и В — свойственны *Ulmus carpinifolia*, *Prunus spinosa*, *Carex muricata*, *Coronilla varia*, *Poa nemoralis* и др. Преимущественно в этих двух последних ассоциациях встречаются *Melica picta* и *Vicia pisiformis*. Подразделению В свойственны *Ajuga genevensis*, *Dactylis glomerata*, *Rosa villosa*, *Lathyrus pisiformis*.

Для того чтобы ассоциации, различающиеся статистически, имели бы и различные наименования, в их названиях следует использовать дифференциальные растения. Ассоциацию А, представленную одним описанием фитоценоза лесного лога, следуя этому принципу, можно назвать липово-ильмовой пролесниковой. Группу Б, расположенную на плакорах и пологих склонах с темносерыми и серыми, иногда солонцеватыми почвами, можно назвать кленово-ясенево-липово-дубовой ясмен-

никово-снытьевой ассоциацией. Ассоциация В на солонцовых почвах может быть названа ясенево-дубовой живучково-ежовой. Сложнее назвать переходную ассоциацию БВ, которая, строго говоря, не имеет дифференциальных видов. *Cystopteris fragilis* встречен в единственном описании этой группы и его нельзя к тому же считать экологически приуроченным именно к этой группе. В название ее мы вводим как виды группы Б, так и виды группы В. Таким рабочим названием ее может быть ясенево-дубовая лещиново-берестовая ассоциация. Наименования ассоциаций в таком виде не следует понимать как окончательные; при сопоставлении подразделений всех ключевых участков картина распределения видов изменится, что повлечет за собой необходимость уточнения и названий.

Объем выделенных нами ассоциаций намного превосходит таковой мельчайших гомогенных «ассоциаций» А. А. Ниценко (1963, 1971) или растительных комбинаций В. И. Василевича (1969). Строго говоря, почти каждое описание может быть отнесено к отдельной ассоциации. Так, из 23 сообществ группы Б можно выделить 20 мелких подразделений типа липово-дубовой снытьево-волосистоосоковой (описание 10), кленово-дубово-липовой снытьево-крапивной (оп. 21) и т. д.

Такое понимание ассоциации создает определенные трудности как для последующего их объединения, так и для сопоставления со столь же мелкими единицами других массивов дубрав. На практике, однако, выделяют несколько более крупные первичные (основные) ассоциации или типы леса. Так, Ю. Н. Нешатаев (1971) в пределах одного квартала, расположенного на плакоре Теллермановского лесничества, выделяет 5 ассоциаций: дубняки снытьевый, снытьево-осоковый, осоковый, звездчатково-осоковый и липо-дубняк снытьево-осоковый.

Для нагорной части Теллермановского лесничества И. Н. Елагин (1963) выделяет 10 типов леса. Нашей ассоциации А соответствует вязовник лещиновый. Ассоциация Б шире дубрав снытьево-осоковой ясеневой, снытьево-ясеневой, снытьево-липовой, осоково-липовой и осоково-ясеневой, выделенных Елагиным, и сопоставима лишь со всей их совокупностью. Переходная ассоциация БВ приблизительно соответствует звездчатковой и полевокленовой дубравам. Ассоциация В сравнима с солонцовой, солонцеватой и бересклетовой дубравами Елагина.

Нешатаев (1971) на основании материалов по Теллермановскому лесничеству выделяет два больших цикла ассоциаций: Quercus robur — Asperula odorata — Asarum europaeum — Aegopodium podagraria или Querceto-Fraxinetum medioruthenicum и Quercus robur — Carex spicata — Dactylis glomerata — Poa nemoralis, рассматривая их как своего рода ассоциации среднерусских дубрав в смысле Браун-Бланке. Оба эти цикла выделены принципиально иным путем по сравнению с методом, опирающимся на доминирующие виды, а именно — на основе вычисления корреляционных связей между травянистыми растениями. По объему первый цикл в целом совпадает с ассоциацией Б, а второй — с ассоциацией В в нашем понимании. Не вызывает возражений и включение в название циклов *Asarum europaeum* и *Poa nemoralis* ввиду того, что у Нешатаева отсутствует переходная группа, куда эти виды в нашем случае заходят, первый — со стороны ассоциации Б, второй — со стороны ассоциации В.

Таким образом, наши ассоциации не только крупнее ассоциаций, выделенных по доминантам, но и по характеру выделения ближе к ассоциациям франко-швейцарской школы, оперирующей общим флористическим составом.

Насколько наши подразделения совпадают с подразделениями франко-швейцарской школы по объему, можно определить путем обработки одного и того же материала методом табличной сортировки и методом Чекановского с последующим сопоставлением результатов.

Методика, применяемая исследователями школы Браун-Бланке, подробно рассмотрена В. Д. Александровой (1969) и была апробирована рядом советских геоботаников (Карамышева, 1967; Сабуров, 1971, 1972, и др.). Надо учесть также справедливые замечания Руссин и Гуно (Rous-

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов в фитоценозах ключевого участка Теллермановского лесничества Воронежской области

Подразделения	А	$Б^1$		$Б^2$																		$Б^3$			БВ					В						
Номера описаний	9	10	21	20	23	22	18	3	19	2	1	16	17	24	15	12	11	6	13	14	5	7	25	8	37	26	27	34	28	35	36	33	30	32	29	31
Общее число видов	31	22	20	14	17	19	17	15	15	17	16	16	20	20	19	21	20	23	18	17	16	23	14	36	23	15	26	23	20	22	31	23	25	33	30	23
Stachys sylvatica	+	+					+						+																							
Milium effusum			+		+												+																			
Paris quadrifolia	+		+															+																		
Euonymus europaea	2					+											+					+		+												
Urtica dioica	9		50			+																		+												
Padus avium	1	1																						1												
Aegopodium podagraria	60	35	35	40	40	80	+	+	30	+	+	+		+	5	20	3	+	+	20		5		30												
Asperula odorata		10	20	10	35	20	15	2	15	10	20	20	20	10	20	10	10	+		10		+		+												
Lamium maculatum		+	+			+																		+												
Heracleum sibiricum																		+		+		+														
Zerna ramosa																+						+		+												
Festuca gigantea	+																							+				+								
Ulmus glabra	7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+			+		+	+		+				+								
Tilia cordata	3	3	5	1	2	2	3	+	2	2	1	+	+	2	2	1	2	+	+	2	1		1	1	+		+	+	+							
Corylus avellana	3	2	3	3	8	6	3	4	2	7	7	2	2	7	5	2	4	5	2	4	5		9	+	2	9	1		8							
Rubus caesius	+	+															5	+					+	+					+							
Asarum europaeum		+	+	+	+	+	+		+	2	+	10	5	3	+	+	+	2	5	+		+		+				+		2						
Pulmonaria obscura		+	5	+	+	+	+	+	+	+	+		+	2	5	+	2	+			+			+	+		+	+			+					
Polygonatum multiflorum	+	5	3	+	+	+	+	+	3	5	5	+	+	+		+	5	+				+		+	+						+					
Brachypodium sylvaticum													+									+		5			+	+	+		+					
Carex rhizina															+	+	+	+	+	+		+		+				+		+	+					
Rhamnus cathartica																					+										+					
Geum urbanum	+		+																					+								+				
Scrophularia nodosa	+												+													+	+						+	+		
Viola mirabilis	+	+	+			+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	3	+	+	+	+	+	3	+	+	5	3	5	5	+		+	+	
Convallaria majalis	15											5		+	+	+		3					20	+		+	+		40						+	
Glechoma hederacea	10																							10				+							+	
Carex digitata	+	+																			+												+			+
Acer campestre	4	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	+	+	+	+	2	+	+	1	1		+	+	+	+	4		2	2
Stellaria holostea	+		+	+	+	+	5	6		+	+		5	20	+	15	10	+	15	10	2	+		10	2	10	10				+	3	+	+	+	5
Fraxinus excelsior	+		1	1	1	3	1	3	2	1	+	+	+	5	+			6	2	1	6	1	3		3	4	2	2	3	1	1	1	1	+	2	1
Scutellaria altissima	+		+															+				+		+	+		+		+		+		+	+		+

Acer tataricum	|						7										+	+			+		+				+		1	+	+	2	4	+	3
Quercus robur		6	2	5	5	4	5	4	5	4	6	7	7	1	6	7	7	2	7	5	3	8	4	8	5	4	7	8	7	9	9	9	9	10	8	10
Acer platanoides		1	2	3	2	1	1	2	1	3	3	3	3	2	2	2	1	+	1	2	+	1	2	+	2	2	1	+		+	+			+	+	+
Carex pilosa		40		35	20	10	35	40	40	60	65	50	45	35	45	30	50	50	40	25	35	40	50	+	5	30	50	20	5	10	10	40	40	+		60
Lathyrus vernus		+					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5	+	+	3	+	+	3	+	+	+	+	3	+	+	+	+	5	+
Euonymus verrucosa					+			1	+	+		2	+	1	1	3	3	3	4	2	2	8	10	1	4	10	3	6	10	3	2	4	4	3	6	4
Astragalus glycyphyllos													+	+													3	+			+			+	+	
Campanula trachelium	+													+	+	+								+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
Melica picta		+													+	+	+	10	5	+	+	20	+	+	10	15	10	25	10	50	20	10	20	20	40	
Vicia pisiformis														+											+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aristolochia clematitis																						15							5		5					
Viola hirta																						+			+	+	+				+	+	+	+	+	+
Malus sylvestris																								+			+					+	+			
Swida sanguinea																								+			+		+						+	
Ulmus carpinifolia																									2			3		2	1	1	+	+	+	+
Berberis vulgaris																									1						+					
Cerasus fruticosa																									+						2		+	+		
Crataegus calycina																									+					1	1		+	+	+	
Prunus spinosa																									1					+	+	+	+	+	1	
Carex muricata																											+		+		+			+	+	3
C. michelii																											+					5		20		
Coronilla varia																											+		+	+	5	+			+	
Poa nemoralis																												5		+	+	5	5	10		5
Ajuga genevensis																														5	5	+	+	+		+
Lathyrus pisiformis																														+		+	5	+		
Rosa villosa																														+				2	1	1
Dactylis glomerata																																5	10	30	10	+
Pyrus communis																																+	+			
Polygonatum odoratum																																	+			+
Vicia cracca																																		+		+
Galium dasypodum																																		+	+	
Silene alba																																		+	+	
Campanula bononiensis																																		+	+	
C. persicifolia																																		+	+	

Кроме того, в отдельных описаниях встречаются: *Elymus caninus* + (оп. 9), *Angelica sylvestris* + (оп. 9), *Chaerophyllum bulbosum* + (оп. 9), *Filipendula ulmaria* + (оп. 9), *Lysimachia nummularia* + (оп. 9), *Mercurialis perennis* 20 (оп. 9), *Vicia sepium* + (оп. 9); *Betula pendula* + (оп. 10); *Dryopteris filix-mas* + (оп. 23); *Rubus saxatilis* + (оп. 11); *Platanthera bifolia* + (оп. 25); *Adoxa moschatellina* + (оп. 8), *Galium aparine* + (оп. 8); *Cystopteris fragilis* + (оп. 34); *Euphorbia semivillosa* + (оп. 32); *Pleurospermum uralense* + (оп. 29); *Melica nutans* + (оп. 31), *Rosa corymbifera* + (оп. 31).

Примечание. Цифры 1—10 выражают десятичное соотношение видов деревьев и кустарников в составе соответствующего яруса. Знак + указывает на присутствие вида в количестве, меньшем чем один экземпляр из десяти, в составе древесного или кустарникового яруса. Для травяных растений цифры выражают проективное покрытие в процентах, а знак + обозначает покрытие ниже 1%.

sin, Gounot, 1957), рецензировавших учебник Элленберга (Ellenberg, 1956). Они убедительно показали, что на результаты сравнения описаний влияют не только те признаки, на которые ссылается Элленберг, но, по-видимому, также в значительной степени и флористические наблюдения вне использованных площадок наряду с экологическими наблюдениями. Иначе невозможно объяснить многочисленные отступления от за-

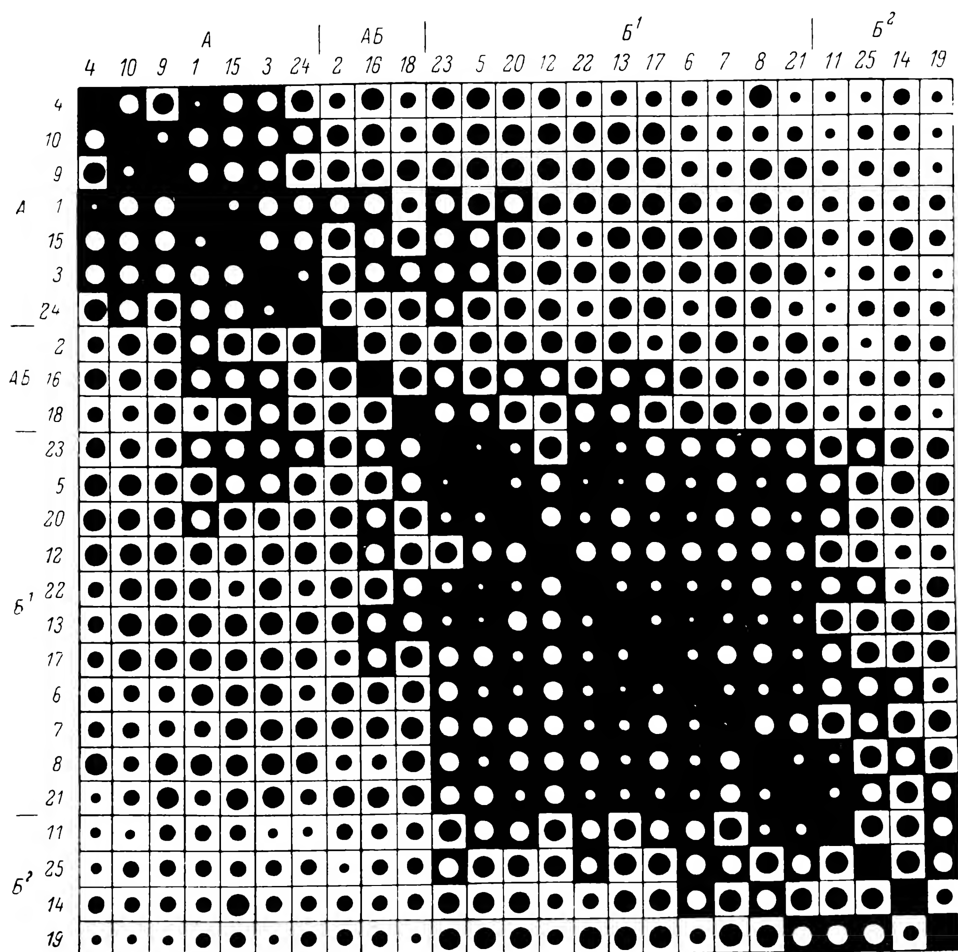


Рис. 4. Диаграмма сообществ из райграса высокого *Arrhenatherum elatius*, выполненная на основе описаний лугов в долине Дуная около г. Ульма (ФРГ) Элленбергом (Ellenberg, 1956).

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

ранее заданных жестких критериев обработки данных. Чтобы исключить субъективный момент, влияющий на результаты обработки методом Браун-Бланке, мы не стали свой собственный материал подвергать табличной сортировке. Фактический материал Элленберга (1956) мы обработали методом Чекановского и полученные данные сопоставили с результатами табличного анализа этого же материала, проведенного Элленбергом.

Диаграмма (рис. 4) позволяет разбить фитоценозы, изученные Элленбергом, на 3 группы: А, АБ и Б, последняя из которых распадается на 2 подгруппы — $Б^1$ и $Б^2$. Сопоставление результатов, полученных Элленбергом, с нашими показывает значительное сходство как в порядке следования описаний друг за другом, так и в объеме выделенных единиц (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Результаты обработки описаний лугов с райграсом высоким (*Arrhenatherum elatius*) в долине Дуная около г. Ульма (ФРГ) методами табличной сортировки и Чекановского

а	4 10 1 9 15 3 24 2 16 18 12 20 5 22 23 13 17 6 11 8 21 25 14 7
б	A | B | C
в	4 10 9 1 15 3 24 2 16 18 23 5 20 12 22 13 17 6 7 8 21 11 25 14
г	А | АБ | Б¹ | Б²

Примечание. Ряды и группы описаний, полученные: а, б — по методу Браун-Бланке (Ellenberg, 1956); в, г — на основе диаграммы Чекановского.

Полного совпадения результатов не наблюдается, да и быть не может, поскольку Элленберг использовал лишь часть видов, интуитивно придавая им различное дифференцирующее значение, а по методу Чекановского в обработку включен весь флористический состав фитоценоза, что приводит как бы к «принудительному» выделению подразделений.

Таким образом, ассоциации, выделенные нами на ключевых участках, по объему сопоставимы в первую очередь с таковыми франко-швейцарской школы и только в единичных случаях с подразделением дубрав по Нешатаеву (1968, 1971).

Аналогично третьему ключевому участку, изученному в Теллермановском лесничестве, были обработаны и все последующие 11 ключевых участков.

Для сопоставления между ключевыми участками отобраны лишь те подразделения, в составе которых 5 и более фитоценозов (табл. 3). Опущены все единицы, основанием для выделения которых послужили единичные фитоценозы, а также единицы, существование которых обусловлено антропогенным воздействием (вырубки, сильно разреженные выпасаемые или выкашиваемые сообщества и т. д.).

ТАБЛИЦА 3

Анализируемые подразделения восточноевропейских широколиственных лесов

Номера ключевых участков	1	2	3	3	3	4	5	6	6	7	8	9	9	10	11	12
Подразделения	А	А	Б	БВ	В	А	А	А	А	А	А	А¹	А²	А	А	А¹
Число описаний	13	51	23	5	7	8	11	6	6	6	19	8	7	14	9	8
Число видов	66	92	53	42	53	101	63	55	113	114	79	58	73	153	105	76

Ключевой участок № 1 в Борисовском районе Белгородской области («Лес на Ворскле») представлен единственной ассоциацией А, так же как и 2-й ключевой участок в Одоевском районе Тульской области («Тульские засеки»). Теллермановское лесничество, расположенное в Грибановском районе Воронежской области (№ 3), представлено тремя ассоциациями — Б, БВ и В. Ассоциация А этого ключевого участка опущена ввиду того, что она представлена единственным описанием. Ключевые участки 4-й — в Мокшанском районе Пензенской области и 5-й — в Краснослободском районе Мордовской АССР представлены каждый одной ассоциацией А. Ключевой участок № 6, расположенный в Павловском районе Ульяновской области, представляют 2 ассоциации — А и Б. Ключевые участки Теренгинского района Ульяновской области (№ 7) и Тетюшинского района Татарской АССР (№ 8 — Татарские нагорные дубравы) представлены ассоциацией А. 9-й ключевой участок, расположенный

в Кратковском районе Куйбышевской области, представлен двумя близкими друг другу субассоциациями $А^1$ и $А^2$. Ключевые участки Тоцкого района Оренбургской области (№ 10) и Стерлибашевского района Башкирской АССР (№ 11) представлены одной ассоцией А. Ключевой участок № 12 в широколиственных лесах Иглинского района Башкирской АССР представлен одной субассоциацией $А^1$. Другая близкая к ней субассоциация $А^2$ опущена ввиду небольшого числа составляющих ее описаний, а также из-за незначительности площади, занимаемой ее фитоценозами.

Анализируемые подразделения были сведены в диаграмму после определения сходства между всеми парами по формуле

$$K = \frac{p}{m + n - p} 100\%,$$

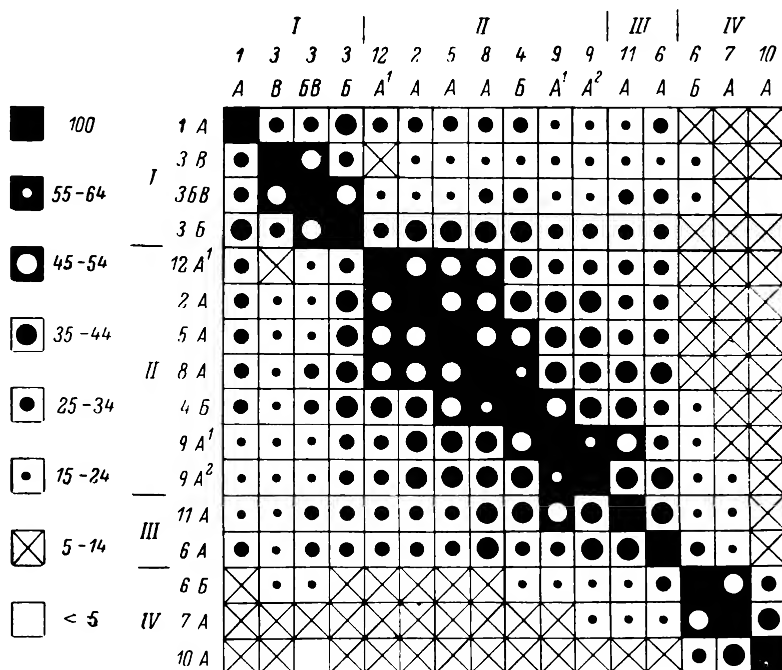


Рис. 5. Диаграмма ассоциаций ключевых участков восточноевропейских широколиственных лесов.

Римскими цифрами обозначены союзы ассоциаций, *арабскими* — номера ключевых участков, *буквами* — ассоциации. *Слева* — шкала степени флористического сходства между ассоциациями (в процентах).

где m — сумма показателей встречаемости видов одной из сравниваемых ассоциаций, n — сумма показателей встречаемости видов другой сравниваемой ассоциации, p — сумма наименьших общих показателей для этих двух подразделений. В данном случае учитывалось не только простое присутствие—отсутствие видов, но и классы встречаемости в их численном выражении с оценкой знака + в 0.5. Значение классов встречаемости колебалось от V до I и до +. Встречаемость вида в 81—100% всех описаний подразделения соответствует V классу, в 61—80% — IV классу и т. д. через каждые 20% вплоть до I класса и до +. В последнем случае вид был зафиксирован в пределах ключевого участка, но вне описаний данной единицы.

Диаграмма позволяет разделить весь ряд единиц ключевых участков на 4 группы (рис. 5). Ассоциации первого и третьего ключевых участков образовали первую группу. Единицы двенадцатого, второго, пятого, восьмого, четвертого и девятого ключевых участков составляют вторую, наиболее многочисленную группу. Ассоциация одиннадцатого и одна

ассоциация шестого ключевых участков образовали третью группу. Четвертая группа ассоциаций включает вторую ассоциацию шестого ключевого участка, а также ассоциации седьмого и десятого ключевых участков.

Различия между подразделениями настолько неодинаковы, что четвертую группу можно рассматривать как равноценную по объему сумме первых трех подразделений. Все подразделения представляют собой классификационные объединения по таксономическому значению выше ассоциации. По аналогии с подразделениями франко-швейцарской школы их можно назвать союзами ассоциаций. В первом из них объединены ассоциации западных дубрав Европейско-Сибирской лесостепной и Евразиатской степной областей, во втором — ассоциации лесов Европейской широколиственной и северной части Европейско-Сибирской лесостепной областей, в третьем — дубравы юго-восточной части Европейско-Сибирской лесостепной области и в четвертом — дубравы Европейской широколиственной и Евразиатской степной областей на месте дубово-сосновых лесов.

Анализ флористического состава ассоциаций показывает существенное сходство дубрав зоны широколиственных лесов. Если не придавать решающего значения отдельным древесным и кустарниковым породам, как это и имеет место при данной методике, то Тульские засеки, например, обнаруживают больше сходства с башкирскими липово-дубовыми лесами, чем с дубравами Белгородской или Воронежской областей, расположенными территориально ближе. Согласно «Геоботаническому районированию СССР» 1947 года, Тульские засеки, мордовские и татарские нагорные дубравы относятся к широколиственной лесной области, а башкирские липо-дубняки, так же как северные дубравы Пензенской и Куйбышевской областей, — к лесостепной области. Европейская широколиственная область доходит с запада лишь до Волги, гранича с востока и юга с лесостепной областью.

Анализ ассоциаций второго союза показывает, что широколиственные леса северной части Закамской подпровинции ближе к дубравам Европейской широколиственной лесной, чем к дубравам Европейско-Сибирской лесостепной области. В данном случае зональное сходство широколиственных лесов двенадцатого, второго и восьмого ключевых участков затушевывает провинциальные различия между ними.

Дубравы Мокшанского района Пензенской области и Похвистневского района Куйбышевской области относятся к широколиственной лесной области, но к самой южной ее окраине, граничащей с лесостепной областью.

Два ключевых участка третьего союза ассоциаций восточных лесостепных дубрав представляют настолько низкоцелостное единство, что одна из ассоциаций шестого ключевого участка юга Ульяновской области относится уже к другому, четвертому союзу ассоциаций длительно-производных от дубово-сосновых лесов.

Последний союз ассоциаций резко отграничен от предыдущих и представляет единое образование, несмотря на то что один из ключевых участков (№ 7) относится к широколиственной, другой (№ 6) — к лесостепной, третий (№ 10) — к степной областям. Четвертый союз ассоциаций являет собой пример преобладания интразонального сходства над зональными различиями.

Характеристику подразделений, позволяющую качественно отличать одну единицу от другой, можно основывать лишь на видах, имеющих дифференцирующее значение (табл. 4).

Такие виды, как *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Populus tremula*, *Euonymus verrucosa*, *Corylus avellana*, *Rhamnus cathartica*, *Frangula alnus*, *Cerasus fruticosa*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Carex pilosa*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, *Asperula odorata*, *Convalaria majalis*, *Rubus saxatilis* и многие другие, для характеристики ассоциаций и союзов непригодны, поскольку встречаются в большинстве из них, не проявляя сколько-нибудь заметного тяготения

ТАБЛИЦА 4

Некоторые дифференциальные виды восточноевропейских широколиственных лесов

(цифрами обозначены классы встречаемости видов в фитоценозах ассоциаций)

Союзы ассоциаций	I				II							III		IV		
Номера ключевых участков	1	3	3	3	12	2	5	8	4	9	9	11	6	6	7	10
Ассоциации	А	В	БВ	Б	А[I]	А	А	А	Б	А[1]	А[2]	А	А	Б	А	А
Pyrus communis	4	2														
Prunus spinosa	+	5	1													
Euonymus europaea	4			1												
Melica picta		5	5	3												
Ulmus carpinifolia		5	2													
Acer campestre	3	5	4	5		4										
Fraxinus excelsior	4	5	5	5		5	5		1							
Tilia cordata	5		4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4		
Mercurialis perennis				+		4	5	5	5							
Lonicera xylosteum					2	5	2	4	5	5	3					
Festuca altissima					1		+	2	1			1				
Elymus caninus					+		1	+	2	4	4	4				
Cicerbita uralensis					2											
Knautia tatarica					2											
Galeobdolon luteum						5										
Allium ursinum						1										
Dentaria bulbifera	1								3							
Neottia nidus-avis									1							
Pleurospermum uralense										2	3	2				
Betonica perаucta						+			1			2	3	5	3	2
Carex montana													1	1	5	
Pinus sylvestris							1	1						+	1	1
Chamaecytisus ruthenicus												+		3	4	4
Carex supina														2	1	5
Vincetoxicum hirundinaria														3		3

к определенной части ряда ассоциаций. Нам представляются малопригодными наименования единиц дубрав типа липо-дубняк волосистоосоково-снытьевый, дубняки ясменниковый, ландышевый и т. д. ввиду того, что практически в любом районе распространения восточноевропейских дубрав они могут быть встречены. Это тем более неудобно, поскольку речь идет о самых мелких, основных таксонах. Широко распространенные виды могут с успехом характеризовать лишь достаточно крупные классификационные подразделения, включающие все восточноевропейские дубравы или широколиственные леса Европы. Именно по такому принципу действуют представители франко-швейцарской школы, относя наиболее распространенные, с широкой экологической амплитудой виды к характерным для классов, менее распространенные узкоспециализированные — к характерным для порядков и т. д. Последователи школы Браун-Бланке располагают, однако, материалом лишь по западноевропейским широколиственным лесам. Их классификационная система неприменима для восточноевропейских лесов без существенных изменений на уровне порядков и узкопонимаемых классов. Подобные изменения могут быть осуществлены путем сопоставления всех широколиственных лесов Европы с привлечением данных ареалогии и истории формирования широколиственных лесов, что представляет самостоятельную задачу будущего. Характеристику и названия единиц мы приводим, основываясь

лишь на собственном материале, используя преимущественно дифференциальные виды. Попытки подобного рода не новы и имеют место в работах по районированию, в том числе и при геоботаническом районировании (Геоботаническое районирование СССР, 1947), а также в работах фитоценологов франко-швейцарской школы. С. Я. Соколов и О. А. Связева (1965) для разделения территории европейской части СССР в пределах ареала дуба черешчатого на провинции, подпровинции и полосы I и II порядков использовали ареалы *Picea abies*, *P. obovata*, *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre* и др. Нам представляется, что подобный подход, будучи расширен за счет включения травянистых растений, весьма перспективен, поскольку нацелен на выявление черт сходства и своеобразия в пределах системы подразделений.

Ассоциации первого союза западных лесостепных и степных дубрав характеризуются сложным строением древесных ярусов, в составе которых наряду с дубом черешчатым значительное участие принимают, а иногда и господствуют ясень и липа. Последняя порода, так же как и клен остролистный, образует, как правило, второй древесный ярус. В третьем ярусе, не всегда выраженном, господствует полевой клен с примесью яблони лесной. В состав первого яруса только этого союза входит в небольших количествах дикая груша. Как правило, хорошо развит ярус кустарников, включающий лещину, татарский клен, бересклет бородавчатый, крушины ломкую и слабительную и не встречающиеся в других союзах бересклет европейский и терн. В «Лесу на Ворскле», где нет лещины, ярус высоких кустарников не выражен (Сукачев, 1934; Нешатаев, 1967, 1968, 1969, 1971), но зато, как правило, хорошо развит подрост кленов полевого и остролистного, ясеня и липы, структурно как бы заполняющих этот пробел. В травяном покрове в составе ассоциаций только этого союза встречаются *Carex michelii*, *Cystopteris fragilis*, *Melica picta*, *Astragalus glycyphyllos*, *Aristolochia clematitis* и ряд весенних эфемероидов. Союз ассоциаций западных лесостепных дубрав можно назвать полевокленово-ясенево-дубовым. В его составе 4 ассоциации: грушево-терново-европейскобересклетовая (1А), грушево-терново-берестово-пестроперловниковая (3В), терново-берестово-пестроперловниковая (3БВ), европейскоберсклетово-пестроперловниковая (3Б).

Сравнение наименований ассоциаций Теллермановского лесничества (ключевой участок № 3), названных по материалам изучения только одного ключевого участка и на основании сопоставления всех двенадцати ключевых участков, показывает, что, за исключением дуба черешчатого, в названиях одних и тех же подразделений нет ничего общего. Это объясняется тем, что своеобразие подразделений можно выявить лишь на достаточно большом фактическом материале. Наименование ассоциаций на основании описаний фитоценозов отдельных лесных массивов приводит к тому, что подразделения различных географических районов области распространения дуба черешчатого зачастую имеют идентичные названия, а, стало быть, по логике вещей и одинаковое содержание.

Второй союз ассоциаций широколиственной и северной части лесостепной области можно назвать липовыми жимолостевыми дубравами. Это самая многочисленная и в провинциальном отношении наиболее разнородная группа ассоциаций. Общими чертами широколиственных лесов этого союза являются: высокая сомкнутость древесных ярусов, хорошо выраженный кустарниковый ярус и относительно небогатый состав травяного яруса преимущественно мезофитного характера, состоящего главным образом из широко распространенных неморальных видов.

По мере продвижения на восток состав древесных ярусов все более упрощается. В Тульских засеках (кл. № 2) состав древесных пород отличается от ассоциаций предыдущего союза лишь отсутствием дикой груши. В составе Мордовских (кл. № 5) и Пензенских (кл. № 4) дубрав встречается ясень. В остальных ассоциациях союза в древесном ярусе наряду с дубом встречаются только липа, клен остролистный, а также

ильм и вяз. В название союза нами введена липа с целью подчеркнуть ее большую роль в составе фитоценозов широколиственной зоны.

В ярусе кустарников в ассоциациях союза, кроме *Corylus avellana*, много *Lonicera xylosteum* и *Euonymus verrucosa*. Встречаются также *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, *Daphne mezereum*, изредка *Cerasus fruticosa* и *Rhamnus cathartica*.

Преимущественно или исключительно в фитоценозах союза встречаются *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, *Paris quadrifolia*, *Mercurialis perennis*, *Aconitum septentrionale*, *Festuca altissima*, *Elymus caninus*, *Maianthemum bifolium*, *Filipendula ulmaria*.

Ассоциациям данного союза можно дать следующие названия: овсяницево-цицербитово-короставниковая (12А), ясенево-полевокленовая пролесниково-медвежьелуково-зеленчуковая (2А), ясеневая овсяницево-пролесниковая (5А), овсяницево-пролесниковая (8А), ясеневая овсяницево-пролесниково-гнездовково-зубянковая (4А), реброплодниковая (9А).

По особенностям ареалов видов растений, не имеющих сплошного распространения в пределах этого союза, его можно подразделить на 3 группы ассоциаций. Первая из них характеризуется наличием, помимо всех прочих широколиственных пород, *Acer campestre* и *Fraxinus excelsior* (2А), вторая — наличием только *Fraxinus excelsior* (5А и 4А) и третья — без ясеня и полевого клена ($12А^1$, 8А, $9А^1$, $9А^2$). Возможно выделение из третьей группы четвертого подразделения, включающего ассоциацию $12А^1$, отличающуюся наличием *Cicerbita uralensis* и *Knautia tatarica* в травостое.

Третий союз ассоциаций восточных лесостепных дубрав представляют липовые буквицевые леса. В древостое, кроме дуба, встречаются липа, клен остролистный, ильм. В кустарниковом покрове господствует лещина и бересклет бородавчатый. Встречаются также *Viburnum opulus*, *Rosa majalis*, *Frangula alnus*, реже *Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Amygdalus nana*.

В травяном покрове наряду с неморальными заметную роль играют виды лесостепные. Здесь встречаются как растения, свойственные в основном второму союзу ассоциаций, такие как *Aconitum septentrionale*, *Festuca altissima*, *Maianthemum bifolium*, *Elymus caninus*, *Pleurospermum uralense*, *Lilium martagon* и др., так и некоторые виды преимущественно четвертого союза ассоциаций: *Betonica peraucta*, *Fragaria viridis*, *Seseli libanotis*, *Filipendula vulgaris*, *Laser trilobum*, *Carex montana* и многие другие.

Союз объединяет 2 ассоциации: горноосоковую (6А) и овсяницево-элимусово-ребродплодниковую (11А).

Четвертый союз ассоциаций длительно производных дубрав от дубососняков характеризуется очень сильным обеднением древесными породами. За исключением ассоциации Б шестого ключевого участка, где встречаются липа, клен остролистный, изредка яблоня, клен татарский, из кустарников — рябина, в остальных двух ассоциациях древостои чисто дубовые с отдельными редко встречающимися старыми соснами. В кустарниковом ярусе господствует бересклет бородавчатый со значительной примесью ракитника русского, дрока красильного, степной вишни, спиреи и миндаля, иногда калины и крушины слабительной. Травяной покров, ввиду небольшой сомкнутости яруса дуба, сильно развит и отличается флористическим богатством. Только в ассоциации Б шестого ключевого участка встречаются такие широко распространенные виды, как *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Polygonatum multiflorum*, *Carex muricata*, *C. digitata*, *C. rhizina*. Для этого союза характерны *Pulmonaria angustifolia*, *Galium verum*, *Geranium sanguineum*, *Centaurea apiculata*, *Carex supina*, *C. ericetorum*, *C. caryophyllea*, *Asparagus officinalis* и многие другие. Его можно назвать сосново-дубовым ракитниково-приземистоосоковым союзом ассоциаций. Он состоит из трех ассоциаций: липово-горноосоковой (6Б), горноосоковой (7А), приземистоосоково-ластовневой (10А).

Систему анализируемых нами дубрав представляется возможным характеризовать следующим сочетанием дифференциальных видов:

I Союз ассоциаций

Quercus robur — Fraxinus excelsior — Acer campestre

1А. Pyrus communis — Prunus spinosa — Euonymys europaea.

3В. Pyrus communis — Prunus spinosa — Ulmus carpinifolia — Melica picta.

3БВ. Prunus spinosa — Ulmus carpinifolia — Melica picta.

3Б. Euonymus europaea — Melica picta.

II Союз ассоциаций

Quercus robur — Tilia cordata — Lonicera xylosteum

12А. Festuca altissima — Cicerbita uralensis — Knautia tatarica.

2А. Fraxinus excelsior — Acer campestre — Mercurialis perennis — Allium ursinum — Galeobdolon luteum.

5А. Fraxinus excelsior — Festuca altissima — Mercurialis perennis.

8А. Festuca altissima — Mercurialis perennis.

4А. Fraxinus excelsior — Festuca altissima — Mercurialis perennis — Neottia nidus-avis — Dentaria bulbifera.

9А. Pleurospermum uralense.

III Союз ассоциаций

Quercus robur — Tilia cordata — Betonica peraucta

11А. Festuca altissima — Elymus caninus — Pleurospermum uralense.

6А. Carex montana.

IV Союз ассоциаций

Quercus robur — Pinus sylvestris — Chamaecytisus ruthenicus — Carex supina

6Б. Tilia cordata — Carex montana.

7А. Carex montana.

10А. Vincetoxicum hirundinaria.

В заключение сделаем некоторые выводы. Метод Чекановского, исключающий многие субъективные приемы табличной сортировки, позволяет выделить классификационные подразделения, объем которых в общих чертах совпадает с подразделениями франко-швейцарской школы и намного больше гомогенных ассоциаций, выделенных по доминантам.

Восточноевропейские широколиственные леса подразделяются на 4 союза ассоциаций. Первый из них объединяет западные массивы дубрав лесостепной и степной областей. Ко второму союзу относятся ассоциации лесов широколиственной и северной части лесостепной области. Третий союз состоит из восточных лесостепных дубрав. Четвертый — из производных дубрав на месте дубово-сосновых лесов в пределах широколиственной, лесостепной и степной областей.

Широколиственные леса Забельского геоботанического округа Закамской подпровинции проявляют значительно большее сходство в зональном отношении с дубравами Тульских засек, Мордовских и Казанских нагорных дубрав Европейской широколиственной лесной области, чем с дубравами Европейско-Сибирской лесостепной области.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — В а-

с и л е в и ч В. И. (1971). К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — Г е д р о й ц К. К. (1926). К вопросу об естественно-историческом районе Носовской сельскохозяйственной опытной станции. В кн.: Наркомзем, Носовская с.-х. опытная станция, отдел агрохимический, 40, Киев. — Г е о б о т а н и ч е с к о е р а й о н и р о в а н и е СССР. (1947). Тр. Комисс. по естественно-историч. районированию СССР, 2, 2. — Е л а г и н И. Н. (1963). Типы леса нагорной части Теллермановского опытного лесничества и их хозяйственное значение. В кн.: Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. — К а р а м ы ш е в а З. В. (1967). Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. Бот. ж., 52, 8. — К л е о п о в Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 1. — К у р н а е в С. Ф. (1968). Основные типы леса средней части Русской равнины. — М а к а р е в и ч В. Н. (1967). Применение метода Чекановского при изучении динамики флористического состава лугового сообщества. Бот. ж., 52, 11.— М а к а р е в и ч В. Н. (1971). Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — Н е ш а т а е в Ю. Н. (1967). Опыт крупномасштабного геоботанического картирования лесостепной дубравы «Лес на Ворскле». Уч. зап. ЛГУ, 331, сер. биол., 50. — Н е ш а т а е в Ю. Н. (1968). Применение статистических методов при геоботаническом изучении лесостепных дубрав. В кн.: Ботаника, Исследования Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества, 10, Минск. — Н е ш а т а е в Ю. Н. (1969). Корреляционный анализ видового состава фитоценозов лесостепной дубравы «Лес на Ворскле». В кн.: Применение математических методов в биологии, 4. Л. — Н е ш а т а е в Ю. Н. (1971). Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций. — Н и ц е н к о А. А. (1963). О некоторых спорных вопросах теории геоботаники. Бот. ж., 48, 4.— Н и ц е н к о А. А. (1971). О приемах выделения растительных ассоциаций по комплексу признаков. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — С а б у р о в Д. Н. (1971). К вопросу о классификации еловых лесов. В сб.: Биологическая продуктивность ельников. Матер. I Всес. совещ. *PICEA* (с 26—29 I 1971). Тарту. — С а б у р о в Д. Н. (1972). Леса Пинеги. — С о к о л о в С. Я., О. А. С в я з е в а. (1965). Хорология древесных растений СССР. Комаровск. чтения, 17. — С у к а ч е в В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Ф р е й Т. Э.-А. (1967). О математико-фитоценологических методах классификации растительности. Автореф. докт. дисс. — Ш а т к а у с к а с А. В. (1973). Применение метода Чекановского на примере растительности сусуманских остепненных склонов. В сб.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. (Матер. V Всес. симпоз. «Биологические проблемы Севера»). Магадан. — Ш е л я г-С о с о н к о Ю. Р. (1971). Фитоценологическая характеристика Quercetа roboris Украины. Автореф. докт. дисс. — C z e k a n o w s k i J. (1909). Zur Differentialdiagnose der Neandertalgruppe. Korresponenzblatt Deutsch. Gesellsch. Anthropologie, 15. — C z e k a n o w s k i J. (1913). Zarys metod statystycznych. — E l l e n b e r g H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: H. Walter. Einfürung in die Phytologie, 4, 1. — G u i n o c h e t M., P. C a s a l. (1957). Sur l'analyse différentielle de Czekanowski et son application à la phytosociologie. Bull. Service carte phytogéographique. Sér. B. 2, 1. — J a c c a r d P. (1902). Lois de distribution florale dans la zone alpine. Bull. Société vaudoise sciences naturelles, 38, 144. Lausanne. — K u l c z y ń s k i S. (1928). Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. — R o u s s i n N., M. G o u n o t. (1957). À propos d'un manuel recent de phytosociologie. Bull. Service carte phytogéographique. Sér. B, 2, 2.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
г. Магадан.

Получено 4 VI 1974.

SUMMARY

The article presents the results of analysis of twelve clue-areas, carried out in broad-leaved forests of the European part of the U. S. S. R. The analysis of the material and the isolation of classificational subdivisions has been made by means of counting similarity coefficients of descriptions, constructing the Chekanovsky diagram and analyzing geobotanical profiles. The volume of isolated associations was determinated by juxtaposing the results of treating the material both with Chekanovsky and Braun-Blanquet methods. Based on the comparison of associations of clue-areas, four unions of associations with definite geographical localizations have been distinguished. Names of classificational subdivisions are given according to differential species.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

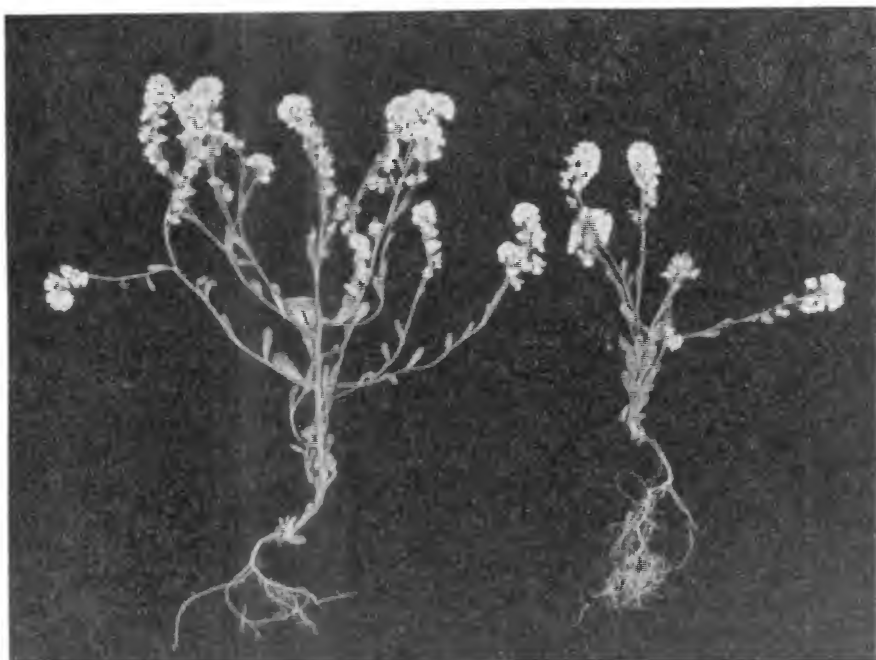
УДК «715» 576.16 : 582.683.2 (571.52)

И. М. Красноборов

НОВЫЙ ВИД РОДА *ALYSSUM* L. ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

I. M. KRASNOBOROV. NEW SPECIES OF THE GENUS *ALYSSUM* L. FROM TUVA A. S. S. R.

Во время экспедиционных работ в 1973 г. в Юго-Восточной Туве на нагорье Сангилен, в бассейне Малого Енисея, на щебнистых легко подвижных осыпях южных склонов высокогорного пояса были собраны своеобразные растения, оказавшиеся новым видом рода *Alyssum* L.



Alyssum sergievskajae Krasnob.

Описывая этот вид, я называю его в честь известного советского ботаника Л. П. Сергиевской, отдавшей всю свою жизнь делу изучения флоры Сибири.

Установить родство данного вида также оказалось трудно. Вид не находит места ни в одной из секций рода. Поэтому я отношу его к вновь описываемой секции *Stevenioides* Krasnob., занимающей промежуточное положение между секциями *Odontarrhena* (C. A. Mey.) Koch и *Psilonema* (C. A. Mey.) Hook. Такое название секции дано из-за некоторого сходства

вегетативных органов *Alyssum sergievskajae* с вегетативными органами широко распространенного в Сибири вида *Stevenia cheiranthoides* DC.

Alyssum sergievskajae Krasnob. sp. nov. (cf. fig.) — Planta biennis. Radix debilis. Caulis 10—15 cm altus, ramosus, ramis adscendentibus vel saepius verticalibus vel etiam deorsum directis, dein assurgentibus. Tota planta ob pilos stellatos densos grisea.

Folia radicalia rosulata, anthesi abeunte siccescentia, numerosa, a lanceolatis ad anguste spathulata, caulina submajora 1—2 cm longa, 0.3—0.5 cm lata, plerumque oblanceolata, apice obtusa, sursum sensim deminuta, regulariter disposita.

Inflorescentia compacta, in fructibus ad 8—12 cm elongata. Pedicelli 2—3 mm longi, fructiferi ad 10 mm longi, sursum directi.

Flores sat magni. Sepala pallide fusca ad paleacea, oblonga, carinata, 2—2.1 mm longa, 1 mm lata, extus pilis stellatis tecta. Petala flava, suborbicularia ad spathulata, 2.5—3.2 mm longa et lata, in unguem abrupte angustata, 1—1.5 mm longa. Sepala petalaque post anthesin diu persistentia, sed fructuum maturitate desunt. Ovarium ovoideum 1—1.2 mm longum, 0.8—1 mm latum, stellato-pilosum. Stylus 1—1.2 mm longus; stigma capitatum. Filamenta ad basin sensim dilatata. Stamina brevia ab utroque latere, glandula nectarifera una triangulari praedita. Siliculae ellipticae 3.5—5 mm longae, 2.5—3 mm latae, apice obtuse acutatae, stellato-pilosae, loculis uniovulatis. Semina aptera, fusca, applanata, late ovalia, 1.8—2 mm longa, 1—1.3 mm lata. $2n=32+B$.

T y p u s. RSSA Tuvae, distr. Erzinskij, planities elata Sangilen, in fluxu superiore fl. Balyktyg-Chem, 6 km supra ostium fl. Solbelder, 2150 m s. m., ad declivitatem australem, in schistosis, 24 VII 1973, fl., I. Krasnoborov, M. Sacovicz. In herbario Horti Botanici Centralis Sectionis Sibiricae Acad. Sci. URSS (Novosibirsk) conservatur; i s o t y p u s (LE).

A f f i n i t a s. Species locum proprium in genere *Alyssum* L. tenet et ad sectionem peculiarem adhuc monotypicam a nobis hic descriptam pertinet (sect. *Stevenioides* Krasnob.).

Sect. **Stevenioides** Krasnob. sect. nov. — Petala in unguem abrupte angustata suborbicularia ad spathulata; filamenta ad basin dilatata, edentata; glandulae nectariferae triangulares; siliculae convexae, loculis uniovulatis; semina aptera. Plantae biennes.

T y p u s. *Alyssum sergievskajae* Krasnob.

Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность В. П. Бочанцеву за ценные советы и помощь.

Центральный
Сибирский ботанический сад
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Новосибирск.

Получено 5 II 1974.

СООБЩЕНИЯ

УДК 778.19 : 537.533.35 : 582.26 (262.81)

Н. И. Караева

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИАТОМЕЙ КАСПИЙСКОГО МОРЯ В СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ. I. РОДЫ *DIATOMA* DC., *DIPLONEIS* EHR., *NAVICULA* BORY

N. I. KARAEVA. INVESTIGATION OF DIATOMS OF CASPIAN SEA IN SCANNING ELECTRON MICROSCOPE. I. GENERA *DIATOMA* DC., *DIPLONEIS* EHR., *NAVICULA* BORY

В статье приводятся первые результаты исследований с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) диатомовых водорослей *Diatoma vulgare* var. *lineare* Bory, *Diploneis smithii* (Breb.) Cl. var. *smithii*, *D. bombus* Ehr. var. *bombus*, *D. didyma* (Ehr.) Cl., *D. gorjanovichii* (Pant.) Hust. и *Navicula brachium* Hust. из бентоса Каспийского моря; последняя впервые обнаружена в водоемах СССР.

Настоящей статьей мы начинаем публикацию работ, посвященных изучению диатомовых водорослей бентоса Каспийского моря в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), начатых нами с апреля 1973 г. Преимущества этого микроскопа для исследования панцирей диатомовых водорослей неоднократно излагались в печати (Hasle, 1968; Miller, 1969; Wornardt, 1969, 1970, и др.).

Работа проводилась в аналитической лаборатории Института океанологии АН СССР и в Институте электросварки АН УССР, использовался микроскоп фирмы JEOL марки JSM-U3, образцы предварительно напылялись золотом. Методика подготовки образцов и напыления изложена в нашей предыдущей публикации (Караева, Шевченко, 1974). Исследовано 64 представителя бентосной диатомовой флоры Каспийского моря. Пользуемся случаем выразить благодарность А. Д. Васильеву (Институт электросварки им. Е. О. Патона) за помощь в работе и обслуживание микроскопа.

Род ***Diatoma*** DC. Нами исследован лишь один представитель этого рода — *D. vulgare* var. *lineare* Bory. Структура панциря образована поперечными ребрами, расположенными на внутренней поверхности створки и вдающимися в его полость. Между ними находятся параллельные ряды ареол, на концах створки принимающие радиальное направление (табл. I, *1*, *2*, см. вклейку). Осевое поле нитевидное, очень узкое, обычно в световом микроскопе невидимое. Вблизи концов створки имеется по одному удлиненному отверстию, которые ранее рассматривались как «слизевые поры» (Desikachary, 1957). С помощью СЭМ нам удалось установить, что последняя является выростом на внутренней поверхности створки, вдающимся в полость панциря (табл. I, *3*). Вырост этот имеет форму сплюснутой с боков воронки со щелевидным отверстием на широком конце. Это отверстие ориентировано параллельно ребрам, что несколько затрудняет его выявление. Подобные выросты до сего времени обнаружены лишь у центрических диатомей, у которых они иногда многочисленны на створке; у пеннатных диатомовых они обнаружены впервые.

Хейзл, впервые исследовавшая подобного рода выросты у центрических диатомей, назвала их labiate process (Hasle, 1972). Позднее Росс и Симс предложили для них другой термин — rimoportula (Ross, Sims, 1972). Обычно типичные губовидные выросты (как можно перевести термин Хейзл) продолжаются в виде трубки и на наружной поверхности створки. Но иногда, как и в исследуемом нами случае, наружная часть выроста редуцирована. Губовидные выросты с редуцированным наружным выростом имеются и у центрических диатомей. В качестве примера приведем выполненную нами фотографию *Melosira moniliformis* var. *subglobosa* Grun. с многочисленными губовидными выростами створки; наружная часть их редуцирована, и на поверхности створки они видны в виде округлых отверстий с утолщенными краями (табл. II, *1*, *2*).

Род ***Diploneis*** Ehr. На исследованных нами экземплярах представителей четырех видов рода — *D. smithii* (Breb.) Cl. var. *smithii*, *D. bombus* Ehr. var. *bombus*, *D. didyma* (Ehr.) Cl., *D. gorjanovichii* (Pant.) Hust. (табл. III—V) прежде всего обращает на себя внимание рельеф створки, понижающийся к ее краям. В области центрального узелка наружная поверхность створки слабовыпуклая, внутренняя же резко вздутая. Вообще рельеф наружной поверхности створки сглажен по сравнению с внутренней. На изображениях последней видно, что шов лежит на узком ребре, по обе стороны которого проходят сопровождающие его глубокие продольные ложбины (табл. III, *2*, *4*; табл. V, *1—3*). При светооптических исследованиях обнаруживается, что последние имеют вид продольных гиалиновых отрогов. Так называемые «продольные каналы», граничащие с ними, имеют у исследованных нами экземпляров один ряд ареол, обычно открывающихся на наружной поверхности створки, на внутренней же поверхности выход в полость панциря есть только у *D. didyma* — по три отверстия по обе стороны конечных узелков (табл. III, *2*, *4*). Конечные узелки с хорошо развитыми на наружной поверхности створки щелями, обычно плохо различимыми в световом микроскопе. На изломе створки у *D. gorjanovichii* (табл. V, *3*) виден ее двуслойный характер, а также то, что ребра перегораживают полость створки. Вследствие этого между двумя ребрами в полости створки образуются поперечно расположенные камеры, открывающиеся на наружной поверхности створки у этого вида двойными рядами ареол.

Род ***Navicula*** Bory. Исследована ***N. brachium*** Hust. — вид, впервые обнаруженный в СССР, поэтому мы приводим его полный диагноз.

N. brachium Hust., 1944, Ber. deutsch. bot. Ges., 61 : 272, taf. 8, fig. 3.

Створки эллиптические, с широко закругленными концами, 8—12 мкм дл., 6—7 мкм шир. (табл. VI, *1—3*). Шов с удаленными друг от друга центральными порами и загнутыми в одну сторону полярными щелями. Ветви шва изогнуты в одну сторону. Осевое поле линейное, среднее — посередине перешнурованное.

При исследовании створки в СЭМ видно, что рельеф ее неровный, боковые поля заметно вдавлены внутрь створки, их рельеф ниже рельефа остальной поверхности створки; поэтому не совсем точно считать, что они объединяются со средним полем, как это отмечал Хустедт (Hustedt, 1927—1966 : 540). Боковые поля конвергентные у концов. По обе стороны вдоль ветвей шва расположено по одному ряду ареол, изредка их два. Ряд ареол, идущий вдоль выпуклой стороны каждой ветви шва, обычно немного короче. Структура краевой зоны образована поперечными радиальными ребрами, чередующимися с рядами ареол, штрихов 20—22 в 10 мкм. Каспийские экземпляры отличаются заметно более мелкими створками и более частыми штрихами (по: Hustedt, 1927—1966, 17—20 мкм дл., 12—13 мкм шир., штр. 16 в 10 мкм); это затрудняло их исследование в световом микроскопе. Только применение трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) позволило нам получить их снимки (табл. VI, *3*).

Редкий морской вид. До сего времени известен только у побережья Зап. Африки (лагуна Камерун). Для СССР приводится впервые. В Каспий-

ском море широко распространен у восточного побережья Среднего и Южного Каспия круглогодично, особенно летом в проливе Кара-Богаз-Гол.

N. brachium является первым представителем секции *Lyratae* Cl., исследованным в СЭМ. Судя по снимкам других видов этой секции, сделанным с помощью ТЭМ (Okuno, 1950; Helmcke, Krieger, 1953—1964), и нашим наблюдениям, можно предположить, что некоторые особенности рельефа панциря, такие, например, как вдавленные внутрь панциря боковые поля и другие, характерны для всей секции. В этом смысле интересно провести сравнение *N. brachium* и одного из представителей рода *Diploneis* Ehr. — *D. smithii*. При этом прежде всего бросается в глаза сходство в рельефе внутренней поверхности створок. Мы не делаем пока далеко идущих выводов в отношении родства рода *Diploneis* Ehr. и секции *Lyratae* Cl., одной из монолитных, четко очерченных секций, стоящей особняком в роде *Navicula* Bory (роде, несомненно полифилетическом), но считаем, что можно подчеркнуть наличие некоторых общих для них принципов строения панциря.

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И., А. Я. Шевченко. (1974). К методике исследования диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. Бот. ж., 59, 7. — Desikachary T. V. (1957). Electron microscope studies on diatoms. J. Roy. Microscop. Soc., 76, 1—2. — Hasle G. R. (1968). Observation on the marine diatom *Fragilariopsis kergulensis* (O'Meara) Hust. in the scanning electron microscope. Nytt. mag. bot., 15. — Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Helmcke J.-G., W. Krieger. (1953—1964). Diatomeenschalen in elektronenmikroskopischen Bild, I—V. — Hustedt F. (1927—1966). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, VII, T. 1—3. — Hustedt F. (1944). Neue und wenig bekannte Diatomeen. Ber. Deutsch. bot. Ges., 61. — Miller U. (1969). Fossil diatoms under the scanning electron microscope. A preliminary report. Sverig. geol. undersökn. Årsbok, ser. C, 642, 61, 5. — Okuno H. (1950). Electron-microscopical study of fine structures of diatom-frustules. VIII, Bot. Mag. Tokyo, 63. — Ross R., P. A. Sims. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: A suggested terminology. Brit. Phycol.J., 7. — Wornardt W. W. (1969). Breakthrough in phytoplancton research—the scanning electron microscope. Intern. Bot. Congr. Abstr., 11, Seattle, Washington. — Wornardt W. W. (1970). Diatom research and the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedwigia, 31.

Институт ботаники
Академии наук Азербайджанской ССР,
г. Баку.

Получено 15 III 1974.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.542 : 581.9 (47+57)

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) ФЛОРЫ СССР. I

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME GRASSES (*POACEAE*) OF THE U. S. S. R. FLORA. I

Исследованы хромосомные числа у 56 таксонов злаков из различных районов СССР, относящихся к трибам *Aveneae* Dum. и *Poeae* R. Br. Для 23 таксонов числа хромосом сообщаются впервые. Приводятся критические заметки по систематике изученных таксонов и высказываются соображения о предполагаемых путях их эволюции.

В настоящем сообщении нами приводятся хромосомные числа для 56 таксонов злаков флоры СССР, из них 23 таксона впервые исследованы в отношении числа хромосом (они отмечены звездочкой). Для ряда таксонов произведены уточнения и сообщаются новые числа хромосом. Материал для кариологического исследования собирался нами во время экспеди-

ций разных лет. Кончики корешков фиксировались преимущественно в природной обстановке. Цитологическая обработка по Навашину и подсчет соматических чисел хромосом проводились А. П. Соколовской. Постоянные препараты, окрашенные железным гематоксилином по Гейденгайну, хранятся на кафедре ботаники биолого-почвенного факультета Ленинградского университета. Цитируемые образцы растений хранятся там же (сборы А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой) и в гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР в г. Владивостоке (сборы Н. С. Пробатовой).

Ниже приводим полученные числа хромосом с указанием основных сведений об исследовавшихся образцах злаков. Роды расположены по системе злаков флоры СССР Н. Н. Цвелева (1968а). Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) даются в сокращении: ХЧЦР, 1969.

Helictotrichon krylovii (Pavl.) Henr.

2n=14. Якутская АССР, в 10 км к юго-зап. от г. Якутска, склон горы Чучур-Муран, типчаково-ковыльная степь, 30 VII 1973, № 3765, Н. Пробатова.

(2n=14 — Жукова, 1969).

Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.

2n=14. Красноярский край, окр. г. Красноярска, правый берег р. Енисей, березово-сосновый лес на юго-вост. склоне, 10 VI 1948, № 18, А. Соколовская.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Helictotrichon hookeri (Scribn.) Henr. subsp. *schellianum* (Hack.) Tzvel.

2n=14. Якутская АССР, окр. г. Якутска, левый берег р. Лены, сел. Покровское, опушка лиственничного леса, 24 VI 1948, № 84, А. Соколовская.

(2n=14 — Sadanaga, 1962; Петрова, 1968).

* *Helictotrichon adzharicum* (Albov) Grossh.

2n=28. Кавказ, Юго-Осетия, Горно-луговой стационар АН СССР, субальпийский луг, 31 VII 1938, № 175, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.

2n=около 120. Корякский национальный округ, Олюторский р-н, окр. сел. Хаилино, надпойменная терраса р. Тылговаям, луг, 11 VIII 1970, № 2609, Н. Пробатова; Камчатка: 1) Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, суходольный луг, 29 VII 1959, № 189, А. Соколовская; 2) там же, берег р. Уксичан, луг, 3 IX 1969, № 2303, Н. Пробатова.

(2n≈120 — Соколовская, 1963; 2n=28 — Жукова, 1969).

Avena eriantha Durieu [*A. pilosa* (Roem. et Schult.) Bieb. 1819, non Scop. 1772].

2n=14. Туркменская ССР, бывш. Кара-Калинский р-н, в 8 км к сев. от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, по дну пересыхающего ручья, 27 IV 1972, № 3475, Н. Пробатова.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969).

Avena barbata Pott ex Link subsp. *barbata*.

2n=28. Туркменская ССР: 1) бывш. Кара-Калинский р-н, ущелье Йылгынлы в окр. сел. Дузлы-Депе, 30 IV 1972, № 3483, Н. Пробатова; 2) там же, в 3 км к вост. от сел. Дузлы-Депе, долина р. Джарчи (приток р. Сумбар), 16 V 1972, № 3530, Н. Пробатова.

(2n=14, 28, 32 — ХЧЦР, 1969).

Trisetum sibiricum Rupr. s. l.

* subsp. *umbratile* (Kitag.) Tzvel. (*T. umbratile* Kitag.).

2n=14. Приморский край, окр. г. Владивостока в районе ст. Океанской, в лесу, 21 VI 1962, № 335, А. Соколовская.

subsp. *sibiricum*.

2n=14. Коми АССР, окр. г. Инта, берег р. Юнь-Яга, луг, 10 VII 1967, № 37, А. Соколовская; Корякский национальный округ, Пенжинский р-н, окр. пос. Аянка, берег р. Пенжины, луг с кустарниками, 19 VII 1971, № 3280, Н. Пробатова; Камчатка, Елизовский р-н, пос. Начики,

по берегу р. Плотниковой, 1 VII 1959, № 108, А. Соколовская; Приморский край, Хасанский р-н, устье р. Тюмень-Ула, приморские песчаные дюны, 15 VI 1962, № 291, А. Соколовская; Курильские о-ва, о. Парамушир, окр. пос. Северо-Курильска, бухта Утесная, склон морской террасы, 17 VIII 1971, № 3338, Н. Пробатова.

(2n=14, 24 — ХЧЦР, 1969 [1]).

Trisetum flavescens (L.) Beauv. * subsp. *parvispiculatum* Tzvel.

2n=12. Туркменская ССР, бывш. Кара-Калинский р-н, в 8 км к сев. от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, сухое русло ручья, 23 V 1972, № 3547, Н. Пробатова.

(*T. flavescens*: 2n=24, 28 — ХЧЦР, 1969).

Trisetum altaicum Roshev.

2n=14. Алтай, Ойротия, на подступах к перевалу Казиниха, выс. 1810 м, по берегу р. Казинихи, 19 VIII 1937, № 156, А. Соколовская, О. Стрелкова.

(2n=14 — Крогулевич, 1971).

Trisetum spicatum (L.) Rupr. s. l.

subsp. *alascanum* (Nash) Hult.

2n=28. Курильские о-ва, о. Парамушир, окр. пос. Северо-Курильска, бухта Утесная, скалистый склон морской террасы, 17 VIII 1971, № 3336, Н. Пробатова.

(2n=28 — A. Löve, 1967).

subsp. *molle* (Kunth) Hult.

2n=28. Корякский национальный округ: 1) Олюторский р-н, окр. пос. Ачай-Ваям, долина р. Апуки, кустарниковая тундра, глинисто-песчаные участки, 14 VII 1965, № 79, А. Соколовская; 2) окр. сел. Хаилино, надпойменная терраса р. Тылговаям, на галечнике, 11 VIII 1970, № 2728, Н. Пробатова.

(2n=42 — ХЧЦР, 1969).

subsp. *spicatum*.

2n=28. Кольский п-ов, Хибинский горный массив, сев. склон горы Юкспор, выс. 550 м, 17 VII 1946, № 43, А. Соколовская. О. Стрелкова; Коми АССР, окр. г. Воркуты, левый берег р. Воркуты, на склоне, 17 VII 1967, № 138, А. Соколовская; Алтай, Ойротия, Курайский хр., ущ. Табожек, выс. 2300 м, альпийский луг, 30 VII 1937, № 57, А. Соколовская, О. Стрелкова; Якутская АССР, низовье р. Лены, окр. бухты Тикси, на галечнике ручья, 1 VIII 1948, № 121, А. Соколовская; Корякский национальный округ: 1) Олюторский р-н, окр. пос. Усть-Пахача, скалы морского берега 10 IX 1970, № 2979, Н. Пробатова; 2) окр. сел. Хаилино, р. Тылговаям, галечник, 11 VIII 1970, № 2614, Н. Пробатова; 3) в 2.5 км к югу от сел. Хаилино, галечник ручья, 16 VIII 1970, № 2653, Н. Пробатова; о. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, вершина горы Чехова, каменистая россыпь, 17 VI 1957, № 89, А. Соколовская.

(*T. spicatum*: 2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Жукова, 1969; Крогулевич 1971; Жукова, Петровский, 1972; Жукова, Тихонова, 1973; Жукова, Петровский, Плиева, 1973).

* subsp. *mongolicum* Hult.

2n=28. Вост. Памир, стационар Ак-Байтал, в ущелье по ручью, 23 VIII 1936, № 152, А. Соколовская, О. Стрелкова.[2]

Rostraria cristata (L.) Tzvel. s. l.

* subsp. *glabriflora* (Trautv.) Tzvel.

2n=26. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, в 3 км к югу от Гирканского заповедника, на ж.-д. насыпи, 4VI 1972, № 3578, Н. Пробатова.

---

[1] Указанное в работе А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948а) для *Trisetum sibiricum* с Алтая число хромосом 2n=24 относится к *Stipa sibirica* (L.) Lam.

[2] В работе А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1939) этот образец был ошибочно определен как *Trisetum virescens*.

subsp. *cristata* [*Lophochloa cristata* (L.) Hyl.; *Koeleria phleoides* (Will.) Pers.].

2n=26. Туркменская ССР: 1) бывш. Кара-Калинский р-н, в 2 км к сев. от сел. Дузлы-Депе, щебнистый склон, 30 IV 1972, № 3486, Н. Пробатова; 2) там же, долина р. Сумбар, выгон, 6 V 1972, № 3501, Н. Пробатова; 3) в 3 км к вост. от сел. Дузлы-Депе, ущелье Джарчи, 16 V 1972, № 3532, Н. Пробатова.

(2n=26, 28 — ХЧЦР, 1969).

* subsp. *obtusiflora* (Boiss.) Tzvel.

2n=26. Таджикская ССР, окр. г. Душанбе, надпойменная терраса р. Кафирниган, окраина поля, 25 VI 1973, № 3817, Н. Пробатова.

* *Koeleria luerssenii* (Domin) Domin subsp. *luerssenii.*

2n=56. Кавказ, Юго-Осетия, Средне-Ерманское ущелье, субальпийский луг, 31 VII 1938, № 200, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Koeleria cristata (L.) Pers. s. l.

* subsp. *mongolica* (Domin) Tzvel.

2n=14. Якутская АССР, в 10 км к юго-зап. от г. Якутска, склон горы Чучур-Муран, типчаково-ковыльная степь, 30 VII 1973, № 3763, Н. Пробатова; Читинская обл., окр. г. Читы, вострецовая степь, 11 VI 1972, № 3574, Н. Пробатова; Хабаровский край, левобережье р. Амура в р-не г. Хабаровска, окр. ст. Приамурской, суходольный остепненный луг, 26 VI 1971, № 3243, Н. Пробатова.

* subsp. *seminuda* (Trautv.) Tzvel.

2n=14. Приморский край, окр. сел. Ворошиловка близ г. Сучан, гора Чандалаз, скалы у вершины, 9 X 1970, № 3124, Н. Пробатова.

subsp. *cristata.*

2n=28. Красноярский край, окр. г. Красноярска, правобережье р. Енисей, южный склон, 10 VI 1948, № 5, А. Соколовская.

(2n=14, 28, 30, 42, 70 — ХЧЦР, 1969).

* *Koeleria ascoldensis* Roshev.

2n=14. Приморский край: 1) окр. г. Владивостока, мыс Эгершельд, юго-вост. щебнистый склон, 29 IX 1968, № 1764, Н. Пробатова; 2) Хасанский р-н, окр. пос. Хасан, песчаные дюны, 15 VI 1962, № 289, А. Соколовская.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. s. l.

subsp. *beringensis* (Hult.) W. Lawr. (*D. beringensis* Hult.).

2n=26. Командорские о-ва: 1) о. Беринга, окр. пос. Никольское, кустарничковая тундра, у края дороги, 2 VIII 1971, № 3308, Н. Пробатова; 2) там же, 2 VIII 1971, № 3316, Н. Пробатова.

2n=42. Командорские о-ва, о. Беринга, на галечнике р. Федоскиной, 31 VII 1971, № 3302, Н. Пробатова.

(2n=26 — Lawrence, 1945).

subsp. *orientalis* Hult. [*D. sukatschewii* (Popl.) Roshev.].

2n=26. Коми АССР: 1) окр. г. Инта, песчаная отмель р. Юнь-Яга, 12 VII 1967, № 77, А. Соколовская; 2) окр. г. Воркуты, левый берег р. Воркуты, на галечнике, 15 VII 1967, № 102, А. Соколовская; Якутская АССР, Булунский р-н, левый берег р. Лены у пос. Булун, на песке 4 VIII 1973, № 3770, Н. Пробатова; Магаданская обл., окр. г. Магадана, пос. Старая Веселая, бухта Гертнера, морская терраса, 15 VII 1972, № 3601, Н. Пробатова; Корякский национальный округ: 1) Олюторский р-н, в 2.5 км к югу от сел. Хаилино, галечник ручья, 16 VIII 1970, № 2655, Н. Пробатова; 2) окр. пос. Олюторка, на песчаной косе у зал. Корфа, 28 VII 1965, № 126, А. Соколовская; Камчатка: 1) Усть-Камчатский р-н, пос. Козыревск, берег р. Камчатки, песчаная отмель, 19 VII 1959, № 151, А. Соколовская; 2) Усть-Большерецкий р-н, окр. пос. Паужетка, песчаный берег р. Паужетки, 15 VII 1969, № 1891, Н. Пробатова.

(2n=26 — Жукова, 1967; Жукова, Петровский, Плиева, 1973; 2n==42 — Жукова, Тихонова, 1973).

subsp. *borealis* (Trautv.) A. et D. Löve [*D. borealis* (Trautv.) Roshev.].

2n=24—26. Якутская АССР, низовье р. Лены, окр. бухты Тикси, на галечнике ручья, 1 VIII 1948, № 129, А. Соколовская.

(2n=26, 28, 42, 52 — Жукова, 1965, 1967, 1969; Жукова, Петровский, 1972).

subsp. *caespitosa*.

2n=26. О. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, в лесу на склоне, у тропы, 21 VIII 1973, № 3794, Н. Пробатова; Курильские о-ва, о. Парамушир, окраина пос. Северо-Курильска, выгон, 20 VIII 1971, № 3351, Н. Пробатова.

(2n=24—28 — ХЧЦР, 1969).

subsp. *koelerioides* (Regel) Tzvel. (*D. koelerioides* Regel.)

2n=26. Зап. Памир, окр. г. Хорог, стационар Джаушангоз, луг, 15 VIII 1936, № 104, А. Соколовская, О. Стрелкова; Алтай: 1) Ойротия, Курайский хр., ущ. Табожек, выс. 2300 м, на каменистой россыпи, 30 VII 1937, № 73, А. Соколовская, О. Стрелкова; 2) Чуйская степь, пос. Кош-Агач, выс. 1835 м, по берегу реки, 25 VII 1937, № 26, А. Соколовская, О. Стрелкова; 2) Катунские Белки, перевал Казиниха, выс. 2400 м, 20 VIII 1937, № 165, А. Соколовская, О. Стрелкова; 4) склон к р. Чеган-Узун, выс. 2000 м, галечник, 5 VIII 1937, № 125, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur subsp. *flexuosa* [*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.].

2n=28. Кольский п-ов, Хибинский горный массив, по берегу оз. Мал. Вудъявр, 19 VII 1947, № 69, А. Соколовская, О. Стрелкова; Камчатка, Усть-Большерецкий р-н, в 13 км от пос. Озерновского вверх по долине р. Озерной, луг, 3 VIII 1969, № 2091, Н. Пробатова; о. Сахалин, окр. г. Оха, по краю торфяного болота, 20 VII 1957, № 269, А. Соколовская.

(2n=28, 32, 42 — ХЧЦР, 1969).

Vahlodea atropurpurea (Wahl.) Fries subsp. *paramushirensis* (Kudo) Hult. [*V. flexuosa* (Honda) Ohwi; *Deschampsia pacifica* Tatew. et Ohwi].

2n=14. Курильские о-ва, о. Парамушир, окр. пос. Северо-Курильска, бухта Утесная, луг на морской террасе, 17 VIII 1971, № 3340, Н. Пробатова; Камчатка: 1) Усть-Большерецкий р-н, в 18 км от пос. Озерновского вверх по р. Озерной, галечник ручья, 5 VIII 1969, № 2146, Н. Пробатова; 2) окр. пос. Паужетка, берег р. Паужетки (басс. р. Озерной), песчаная отмель, 13 VII 1969, № 1812, Н. Пробатова; Командорские о-ва: 1) о. Беринга, склон морской террасы близ устья р. Федоскиной, 31 VII 1971, № 3296, Н. Пробатова; 2) там же, окр. пос. Никольское, разнотравно-кустарничковая тундра, 2 VIII 1971, № 3318, Н. Пробатова.

(2n=14 — Taylor, Mulligan, 1968; Hämet-Ahti, Virrankoski, 1971).

Aira elegans Willd. ex Gaud. subsp. *elegans*.

2n=14. Азербайджанская ССР, в 20 км к югу от г. Ленкорань, суходольный луг, 4 VI 1972, № 3696, Н. Пробатова.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

* *Agrostis olympica* (Boiss.) Bor subsp. *agrostidiformis* (Roshev.) Tzvel. [*Pentatherum agrostidiforme* (Roshev.) Nevski; *Calamagrostis agrostidiformis* Roshev.).

2n=28. Таджикская ССР, Гиссарский хр., басс. р. Варзоб, верховье ущелья Такоб, в. 15 км от пос. Такоб, выс. 2500 м, влажный луг, 3 VII 1973, № 3740, Н. Пробатова.

* *Poa masenderana* Freyn et Sint.

2n=28. Азербайджанская ССР: 1) в 20 км в югу от г. Ленкорань, Гирканский заповедник, долинный лес из *Parrotia persica*, 3 VI 1972, № 3557, Н. Пробатова; 2) там же, № 3708, Н. Пробатова; 3) Гирканский заповедник, нижняя часть склона, горный лес из *P. persica*, 4 VI 1972, № 3562, Н. Пробатова.

Poa ussuriensis Roshev.

2n=28. Приморский край, окр. г. Владивостока, долина р. Лянчихе, близ ж.-д. станции Спутник, лиственный лес, 6 VI 1971, № 3238, Н. Пробатова.

(2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1973).

* *Poa lipskyi* Roshev. subsp. *lipskyi*.

2n=70. Вост. Памир, стационар Ак-Байтал, выс. 3900 м, долина ущелья, луг, 23 VIII 1936, № 151, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Catabrosella variegata (Boiss.) Tzvel. s. l.

subsp. *variegata* [*Colpodium balansae* (Boiss.) Woronow].

2n=10. Кавказ, Юго-Осетия, Средне-Ерманское ущелье, выс. 3600 м, альпийский луг, 4 VIII 1938, № 252, А. Соколовская, О. Стрелкова.

* subsp. *leiantha* (Hack.) Tzvel.

2n=10. Кавказ, гора Казбек, подъем к леднику, выс. 3500 м, альпийский луг, 9 VIII 1938, № 277, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Paracolpodium colchicum (Albov) Tzvel. [*Colpodium colchicum* (Albov) Woronow; *C. caucasicum* (Albov) Woronow].

2n=28. Кавказ: 1) Эльбрус, гора Старый Кругозор, выс. 3600 м, альпийский луг, 18 VII 1938, № 123, А. Соколовская, О. Стрелкова;[3] 2) Юго-Осетия, Средне-Ерманское ущелье, выс. 2800 м, субальпийский луг, 3 VIII 1938, № 240, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Paracolpodium altaicum (Trin.) Tzvel. subsp. *altaicum* (*Colpodium altaicum* Trin.).

2n=42. Алтай, Ойротия, перевал Казиниха, 20 VIII 1937, № 170, А. Соколовская, О. Стрелкова.

* *Catabrosa pseudairoides* (Herrm.) Tzvel.

2n=10. Азербайджанская ССР, в 20 км к югу от г. Ленкорань, заболоченный луг, 4 VI 1972, № 3575, Н. Пробатова.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv. s. l.

subsp. *aquatica*.

2n=20. Коми АССР, окр. г. Воркуты, сырой луг, 15 VII 1967, № 124, А. Соколовская; Туркменская ССР, бывш. Кара-Калинский р-н, долина р. Сумбар у сел. Дузлы-Депе, по ручью, 4 V 1972, № 3489, Н. Пробатова.

(2n=20, 42 — ХЧЦР, 1969).

subsp. *capusii* (Franch.) Tzvel. (*C. capusii* Franch.).

2n=20. Таджикская ССР: 1) Гиссарский хр., у перевала Анзоб, выс. 3190 м, сырой луг, 2 VII 1973, № 3737, Н. Пробатова; 2) там же, № 3738, Н. Пробатова; Зап. Памир, стационар Джаушангоз, сырой луг в ущелье, 15 VIII 1936, № 109, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Puccinellia gigantea (Grossh.) Grossh. subsp. *gigantea*.

2n=14. Туркменская ССР: 1) бывш. Кара-Калинский р-н, окр. сел. Дузлы-Депе, у подножия склона к долине р. Сумбар, на влажных глинистых участках, 20 V 1972, № 3511, Н. Пробатова; 2) в 6 км к зап. от г. Кара-Кала, берег соленого озера, 22 V 1972, № 3545, Н. Пробатова.

(2n=14 — Чопанов, Юрцев, 1973).

* *Puccinellia poecilantha* (C. Koch) Krecz.

2n=28. Азербайджанская ССР, юго-зап. окраина г. Баку, у пос. Патамдарт, сухие солонцеватые участки, 1 VI 1972, № 3707, Н. Пробатова.

* *Puccinellia altaica* Tzvel.

2n=14. Алтай, Ойротия, Чуйская степь, пос. Кош-Агач, выс. 1835 м, берег реки, 24 VII 1937, № 17, А. Соколовская, О. Стрелкова.[4]

* *Puccinellia subspicata* Krecz.

2n=14. Таджикская ССР, Гиссарский хр., перевал Анзоб, выс. 3390 м, альпийский луг, 3 VII 1973, № 3747, Н. Пробатова.

Puccinellia pamirica (Roshev.) Krecz.

2n=14. Вост. Памир, оз. Каракуль, 6 VII 1936, № 6, А. Соколовская, О. Стрелкова.

* *Puccinellia vachanica* Ovcz. et Czuk.

---

[3] Образец № 123 был ошибочно определен в работе А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948б) как *Colpodium ponticum* (последнее название относится к роду *Hyalopoa* Tzvel.).

[4] Этот образец в работе А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948а) был ошибочно определен как *Atropis hauptiana*.

2n=28. Зап. Памир, стационар Джаушангоз, берег реки, луг, 16 VIII 1936, № 126, А. Соколовская, О. Стрелкова.

* *Puccinellia pauciramea* (Hack.) Krecz.

2n=28. Вост. Памир: 1) оз. Каракуль, выс. 4200 м, 6 VII 1936, № 5, А. Соколовская, О. Стрелкова; 2) там же, 6 VII 1936, № 7, А. Соколовская, О. Стрелкова; 3) там же, по краю арыка, 6 VII 1936, № 12, А. Соколовская, О. Стрелкова.[5]

Puccinellia hackeliana Krecz. subsp. *hackeliana.*

2n=42. Вост. Памир. оз. Шор-Куль, выс. 3800 м, 12 VII 1936, № 25, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Puccinellia tenuiflora (Griseb.) Scribn. et Merr. subsp. *tenuiflora.*

2n=14. Алтай, Ойротия, Чуйская степь, пос. Кош-Агач, выс. 1835 м, песчаный берег реки, 24 VII 1937, № 20, А. Соколовская, О. Стрелкова.

* *Puccinellia kulundensis* Serg. (*Atropis tenuiflora* auct. non Griseb.).

2n=28. Якутская АССР, в 12 км к юго-зап. от г. Якутска, опушка соснового леса, у дороги, 12 VIII 1973, № 3781, Н. Пробатова.

Puccinellia hauptiana Krecz.

2n=28. Коми АССР, окр. г. Воркуты, у дороги, 16 VII 1967, № 116, А. Соколовская; Корякский национальный округ, Олюторский р-н, пос. Усть-Пахача, песчаная морская коса; 9 IX 1970, № 2970, Н. Пробатова.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=28, 42 — Жукова, 1967).

* *Puccinellia choresmica* Krecz.

2n=42. Узбекская ССР, зап. часть пустыни Кызылкум, в 3 км к сев. от пос. Тахта-Купыр, берег озера, луг, 8 VI 1973, № 3728, Н. Пробатова.

Puccinellia distans (L.) Parl. s. l.

subsp. *distans.*

2n=42. Приморский край, г. Владивосток, у ж.-д. станции Морской городок, берег моря, 24 VI 1969, № 1793, Н. Пробатова; о. Сахалин, Макаровский р-н, пос. Заозерное, сырые участки у дороги, близ морского берега, 21 VII 1968, № 1198, Н. Пробатова.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969).

* subsp. *glauca* (Regel) Tzvel. [*P. glauca* (Regel) Krecz.].

2n=42. Зап. Памир, окр. г. Хорог, луг по ручью, 19 VII 1936, № 62, А. Соколовская, О. Стрелкова.

Ниже приводятся краткие комментарии к полученным нами данным по хромосомным числам злаков.

Бо́льшая часть изученных в кариологическом отношении видов рода *Helictotrichon* Bess. принадлежит к подроду *Pratavenastrum* (Vierh.) Holub. Для них обычно характерны короткие подземные побеги и плоские листовые пластинки без выступающих сверху ребер, но по краям и под средней жилкой с сильно развитой склеренхимой в виде характерных белых полос. Хромосомные числа видов весьма разнообразны. Наряду с диплоидными видами [*H. hookeri* (Scribn.) Henr., *H. versicolor* Bess.] наблюдаются виды с необычно высокими для злаков хромосомными числами (2n=120—126): *H. dahuricum* (Kom.) Kitag., *H. planiculme* (Schrad.) Pilg., *H. pratense* (L.) Bess. (ХЧЦР, 1969). Габитуальные различия между видами с разными числами хромосом сравнительно невелики. В литературе отмечается значительное морфологические сходство *H. dahuricum*, обитающего в долинах рек Северо-Восточной Сибири, с европейским высокогорным видом *H. planiculme* (Юрцев, 1964; Цвелев, 1968б). Хромосомные числа подтверждают родство этих видов, несмотря на разобщенность их ареалов. *H. krylovii* (Pavl.) Henr. — пока единственный исследованный в кариологическом отношении представитель типового подрода *Helictotrichon* в СССР. В эту группу включаются густодерновинные растения без подземных побегов, со щетиновидно свернутыми узкими листовыми пластин-

---

[5] Образцы №№ 7 и 12 были ошибочно определены в работе А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1939) как *Poa pamirica.*

ками, у которых ребра на срезах сверху сильно выступают, но снаружи не выдаются. *H. krylovii*, степной якутский эндемик, был исследован нами из центральноякутского фрагмента его ареала. Полученное диплоидное число хромосом (2n=14) подтверждает сообщение П. Г. Жуковой, исследовавшей этот вид в западночукотском очаге распространения реликтовых степных сообществ (Жукова, 1969; Юрцев, Жукова, 1972). Данные по хромосомным числам, как и особенности анатомического строения пластинки листа, свидетельствуют в пользу предлагавшегося (Holub, 1962) выделения видов подрода *Pratavenastrum* в качестве особого рода *Avenochloa* Holub. По-видимому, эти группы представляют две самостоятельные линии развития.

Род *Trisetum* Pers. характеризуется относительно невысокими числами хромосом (почти исключительно ди- и тетраплоиды). Особенно это относится к типовой секции рода, где диплоидами являются все подвиды *T. sibiricum* Rupr. s. l. П. Г. Жукова (1967) приводит 2n=14 также для арктического подвида *T. sibiricum* subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. Впервые исследованный subsp. *umbratile* (Kitag.) Tzvel. встречается в СССР лишь в лесах южной части Приморского края, в отличие от широко распространенного типового подвида (Цвелев, 1970б). Исследованные образцы другого представителя секции *Trisetum* — *T. flavescens* (L.) Beauv. s. l., принадлежат к кавказско-копетдагскому низкогорному и равнинному подвиду subsp. *parvispiculatum* Tzvel. Они отличаются от типового подвида очень мелкими (3.5—5 мм дл.) и густо расположенными на веточках метелок колосками и более мелкими (3—4.5 мм дл.) нижними цветковыми чешуями (Цвелев, 1970а, б). Ввиду того что в полиплоидных рядах у злаков размеры колосков и отдельных частей колоска, как правило, увеличиваются с возрастанием числа хромосом, автор этого подвида предполагал, что он является диполоидом, в отличие от тетраплоидного подвида subsp. *flavescens* с 2n=24 и 28. Это предположение подтвердилось в наших исследованиях, хотя несколько неожиданным явилось полученное для subsp. *parvispiculatum* число хромосом 2n=12. Н. П. Авдулов (1931) рассматривал 2n=24 у subsp. *flavescens* (*T. flavescens* subsp. *pratense*) как производное тетраплоидной формы с 28 хромосомами, появившееся вследствие утери двух пар хромосом. Он считал, что должна быть найдена также диплоидная форма *T. flavescens* s. l., хотя и высказывал сомнение в возможности ее обнаружения, так как числа хромосом, кратные 6, в семействе злаков встречаются редко. Такой диплоидной формой оказался subsp. *parvispiculatum*. Таким образом, в пределах рода *Trisetum* подтверждается тенденция к редукции основного числа хромосом (x). Ввиду того что часть видов рода *Trisetum* и близкий род *Koeleria* Pers. имеют числа хромосом, кратные 7, это основное число может считаться исходным, и, следовательно, $x=6$ у *T. flavescens* s. l. могло возникнуть вследствие уменьшения диплоидного набора на одну пару хромосом. Приводившееся некоторыми авторами для *Trisetum flavescens* число хромосом 2n=28 (ХЧЦР, 1969) нуждается в подтверждении. Тетраплоидный подвид subsp. *flavescens* характеризуется более широким распространением по сравнению с subsp. *parvispiculatum* и, вероятно, является производным от последнего.

Различие в уровнях плоидности между subsp. *flavescens* и subsp. *parvispiculatum* вместе с упомянутыми морфологическими особенностями и распространением может служить достаточным основанием для выделения subsp. *parvispiculatum* в качестве самостоятельного вида — *Trisetum parvispiculatum* (Tzvel.) Probat. comb. nov. (*T. flavescens* subsp. *parvispiculatum* Tzvel. 1970, Список раст. Герб. фл. СССР, 18 : 6).

Полиморфный комплекс *T. spicatum* (L.) Rupr. s. l. [секция *Trisetaera* (Aschers. et Graebn.) Honda] большинство авторов рассматривает как один вид, расчленившийся на ряд слабо обособленных друг от друга подвидов. Полиморфизм у типового подвида subsp. *spicatum*, очевидно, не связан с числом хромосом. Нами, как и большинством исследователей, получено для subsp. *spicatum* из разных районов СССР тетраплоидное число хромо-

сом (2n=28).[6] У наших образцов subsp. *spicatum* очень варьирует опушение влагалищ и пластинок листьев, до почти полного отсутствия его (у образца № 2614 лишь по краю влагалищно-пластиночного сочленения имеются редкие длинные волоски).

Род *Trisetum* в его современном объеме является гетерогенным (Morrison, 1959). Существует предположение (Цвелев, 1972), что *T. spicatum* s. l. — аллополиплоид и что вся секция *Trisetaera*, занимающая промежуточное положение между родами *Trisetum* и *Koeleria* в отношении строения колосков и метелок, имеет гибридное происхождение. В становлении ее могли участвовать диплоидные представители секции *Trisetum*, в настоящее время, возможно, уже вымершие, и представители рода *Koeleria*. Существующие диплоидные виды рода *Trisetum*, и в частности *T. sibiricum*, имеют значительные отличия от *T. spicatum* s. l. по анатомическим особенностям и по морфологии хромосом, так что они вряд ли могут рассматриваться в качестве предковых форм *T. spicatum* s. l. (Morrison, 1959). Наибольшее сходство с *T. spicatum* s. l. имеет арктоальпийский тетраплоидный вид *Koeleria asiatica* Domin s. l.

Среди разнообразных хромосомных чисел, известных для рода *Koeleria* Pers., наиболее редким является октоплоидное число хромосом (2n=56); оно указывалось лишь для *K. grandis* Bess. (Ujhelyi, 1962). Нами обнаружен еще один октоплоидный представитель рода — *K. luerssenii* (Domin) Domin, эндемик субальпийского пояса Большого Кавказа, крупное растение с широкими (до 4 мм) плоскими листьями, рыхлыми метелками и колосками 6—7 мм дл. Очень вероятно гибридное происхождение *K. luerssenii*. Для полиморфного вида *K. cristata* (L.) Pers. s. l. в литературе приводятся разнообразные числа хромосом, от 2n=14 до 2n=70 (ХЧЦР, 1969). В настоящее время трудно решить, действительно ли все эти разные уровни плоидности относятся к одному и тому же таксону. Исследованные нами образцы *Koeleria* из Восточной Сибири и Дальнего Востока показали почти исключительно диплоидное число хромосом (2n=14). Среди них — впервые исследованные *K. cristata* subsp. *mongolica* (Domin) Tzvel., распространенный в степях Забайкалья, центральной части Якутии и по Амуру, и восточносибирский несколько более мезофильный подвид subsp. *seminuda* (Trautv.) Tzvel. Образец № 3124 с известнякового хребта Чандалаз в Приморском крае, отнесенный нами к subsp. *seminuda*, имеет стебли ниже соцветия на всем или почти на всем протяжении волосистые, а листовые пластинки почти голые и сходен в этом отношении с южноприморским диплоидным видом *K. ascoldensis* Roshev. Возможно, что это растение следует относить к особому, еще не известному подвиду. Образцы типового подвида *K. cristata* subsp. *cristata* с 2n=28, собранные на Енисее, имеют заметно более крупные колоски и нижние цветковые чешуи, чем у диплоидного подвида subsp. *mongolica*.

Древнесредиземноморский род *Rostraria* Trin. (*Lophochloa* Reichb.) долгое время присоединялся в качестве секции или подрода к близким родам *Koeleria*, *Trisetum* или к другим более далеким родам злаков (Авдулов, 1931; Potztal, 1968, и др.). Для *R. cristata* (L.) Tzvel. (*Koeleria phleoides* Pers.) приводились числа хромосом 2n=26 и 28 (ХЧЦР, 1969). Полученные нами данные подтверждают, что в роде *Rostraria*, как и в роде *Trisetum*, имеется тенденция к изменению основного числа хромосом (x). Н. П. Авдулов (1931) объяснял происхождение своеобразного числа хромосом (2n=26) у *R. cristata* утерей одной пары хромосом тетраплоидной формой при $x=7$. Происхождение основного числа хромосом в роде *Rostraria* не вполне ясно, но очень вероятно, что оно является производным от $x=7$ у близких родов *Trisetum*, *Koeleria* и *Trisetaria* Forsk.[7] Нам

[6] В справочнике «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) для *Trisetum spicatum* приводится 2n=14 с ошибочными ссылками на ряд работ А. П. Соколовской и П. Г. Жуковой; в указанных работах этих авторов для *T. spicatum* получено 2n=28.

[7] Для *Trisetaria cavanillesii* (Trin.) Maire известно число хромосом 2n=14 (Чопанов, Юрцев, 1973).

представляется, что в свете новых данных по хромосомным числам у *Rostraria cristata* s. l. вопрос о родовой самостоятельности *Rostraria* должен считаться решенным. Этот род, представленный однолетниками-эфемерами, является весьма продвинутым. Исследованные нами растения *R. cristata* s. l. относятся к трем подвидам, которые различаются по форме и опушению нижних цветковых чешуй и по наличию остей (Цвелев, 1970в). Наиболее полиморфным является типовой подвид subsp. *cristata*.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. s. l. на протяжении своего огромного ареала представлена рядом довольно слабо различающихся подвидов. Среди разнообразных хромосомных чисел чаще всего здесь встречается 2n=26 (Kawano, 1963); это число получено и в наших исследованиях. Считается, что в пределах *D. caespitosa* s. l. нет строго литоральных подвидов; однако северотихоокеанский подвид subsp. *beringensis* (Hult.) W. Lawr. тяготеет к морским побережьям и встречается у нас преимущественно на Курильских и Командорских островах. Для subsp. *beringensis* характерны толстые стебли, светлые обертки из влагалищ отмерших листьев при основании побегов, более крупные колоски. Образец № 3302 показал необычное для этого подвида число хромосом 2n=42; в морфологическом отношении он несколько уклоняется к subsp. *orientalis* Hult., типичных растений которого на Командорских островах пока не обнаружено. Происхождение наиболее характерного для рода *Deschampsia* числа хромосом 2n—26 можно объяснить двояко. Согласно Лоуренсу (Lawrence, 1945), *D. caespitosa* s. l. может иметь основное число $x=13$ как результат гибридизации предковых форм с семью и шестью парами хромосом (амфиплоидное основное число хромосом). Другая точка зрения заключается в том, что исходное основное число в роде *Deschampsia* равно 7 и 2n=26 рассматривается как производное от 2n=28 в результате потери одной пары хромосом (Kawano, 1963). Вероятно, здесь мы имеем случай, аналогичный роду *Rostraria*, с той разницей, что редукция числа хромосом в роде *Deschampsia* является неполной: для *D. caespitosa* s. l. приводятся также числа хромосом, кратные 7.

Роды *Deschampsia* и *Trisetum* обладают среди *Aveneae* высокой степенью продвинутости (Baum, 1968), так как в этих родах есть тенденция к другому основному числу хромосом — $x=6$ или $x=13$. Это же в полной мере относится и к роду *Rostraria*. *Deschampsia caespitosa* s. str. имеет высокоспециализированный асимметричный кариотип (Kawano, 1963). В пределах рода *Deschampsia* наблюдаются также анеуплоидные числа хромосом (2n=24, 25, 26, 27, 28, 35, 38, 39, 41, 48, 49, 52, 56 — ХЧЦР, 1969), а у *D. alpina* (L.) Roem. et Schult. осуществлен полный переход к вивипарии. Представители рода и на севере, и на юге достигают крайних пределов существования цветковых растений.

Исследование хромосомных чисел у представителей разных родов трибы *Aveneae* s. str. четко показывают дифференциацию таксонов в пределах этой группы. Виды родов *Lerchenfeldia* Schur и *Vahlodea* Fries, включавшиеся большинством авторов в род *Deschampsia*, имеют свои кариологические особенности, отличающие их от *Deschampsia*. Основное число хромосом (x) в этих родах равно 7. В роде *Lerchenfeldia* имеется полиплоидный ряд с 2n=14, 28, 56, в роде *Vahlodea* 2n=14. Виды *Lerchenfeldia* отличаются от *Deschampsia* особенностями колоска и зерновки, а также очень своеобразным анатомическим строением листовых пластинок. Род *Vahlodea* также четко отличается от родов *Deschampsia* и *Lerchenfeldia* строением зерновок и анатомическими особенностями. Он считается более близким к роду *Aira* L., большинство видов которого является эфемерными однолетниками или двулетниками, возникшими в условиях засушливого климата (Цвелев, 1963, 1964). В последнее время в результате цитотаксономического исследования установлено (Albers, 1972), что роды *Vahlodea* и *Lerchenfeldia* имеют сходный кариотип и более близки между собой, чем это предполагалось раньше.

Лесной гирканский вид мятлика *Poa masenderana* Freyn et Sint. был ошибочно отнесен во «Флоре СССР» (Рожевиц, 1934) к ряду *Palustres*

Roshev., где объединялись преимущественно виды секции *Stenopoa*. Мы считаем, что *P. masenderana* обнаруживает близкое родство с южноуссурийским лесным видом *Poa ussuriensis* Roshev. Оба вида показали в наших исследованиях тетраплоидное число хромосом (2n=28). По совокупности признаков их надо относить к секции *Homalopoa* Dum. и они, несомненно, являются реликтовыми.

Высокогорный среднеазиатский вид *P. lipskyi* Roshev. принадлежит к группе более или менее дернистых видов секции *Poa* с волосистыми по всей поверхности цветковыми чешуями, к которой относится также неоднократно исследованный нами в районах Дальнего Востока *P. malacantha* Kom. Этой группе видов свойственны высокополиплоидные хромосомные числа, в особенности 2n=70, как и у *P. lipskyi* (Соколовская и Пробатова, 1968, 1973). Исследованный образец *P. lipskyi* относится к var. *contracta* Tzvel., имеющей пучочек волоконец на каллусе нижних цветковых чешуй.

В роде *Catabrosa* Beauv. наибольший интерес представляет реликтовый прикаспийский вид *C. pseudairoides* (Herrm.) Tzvel. Полученное для него число хромосом 2n=10 подтвердило предположение Н. Н. Цвелева (1968в) о том, что *C. pseudairoides* является наиболее древним, диплоидным представителем рода. В морфологическом отношении для *C. pseudairoides* характерны более мелкие колоски и чешуи колоска, обильно волосистые по жилкам нижние цветковые чешуи и отсутствие подземных побегов. Для *C. aquatica* subsp. *capusii* (Franch.) Tzvel., эндемичного подвида из высокогорий Средней Азии, как и для широко распространенного типового подвида subsp. *aquatica*, в наших исследованиях подтвердилось тетраплоидное число хромосом (2n=20).

Виды преимущественно галофильного рода *Puccinellia* Parl. хорошо различаются по хромосомным числам, которые в пределах вида обычно не изменяются. Исключением является группа прибрежно-морских видов из секции *Paralochloa* (Krecz.) Bor, в пределах которых отмечается несколько полиплоидных и анеуплоидных хромосомных рас (ХЧЦР, 1969) и развито вегетативное размножение посредством многочисленных стелющихся бесплодных побегов. Для широко распространенных видов — европейского *P. distans* (L.) Parl. и сибирского *P. hauptiana* Krecz. — приводились разнообразные числа хромосом, что заставляло предполагать у *Puccinellia* способность к образованию серии полиплоидных рас внутри вида (Авдулов, 1931). Нами у *P. distans* subsp. *distans* получено гексаплоидное число хромосом (2n=42), так же как и у высокогорного среднеазиатского подвида subsp. *glauca* (Regel) Tzvel. Все другие указания хромосомных чисел для *P. distans*, очевидно, вызывают сомнение в правильности определения растений. Не исключено, что *P. distans* смешивался в этих определениях с *P. hauptiana*: этот последний вид имеет 2n=28 и отличается от *P. distans* главным образом более мелкими (до 2 мм дл.) нижними цветковыми чешуями и пыльниками 0.3—0.5 мм дл. Как показывают наши данные, диплоидные виды в роде *Puccinellia* нередки. Ими являются, в частности, высокогорный среднеазиатский вид *P. subspicata* Krecz. и эндемичный вид из Чуйской степи на Алтае *P. altaica* Tzvel., который отличается от близких видов наличием вневлагалищных побегов, покрытых кожистыми чешуевидными листьями. Тетраплоид *P. kulundensis* Serg., очевидно связанный в своем происхождении с диплоидным видом *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr., отличается от него более крупными и более волосистыми нижними цветковыми чешуями, бо́льшим количеством шипиков на килях верхних цветковых чешуй.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. Прилож. 44. — Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Крайнего Северо-Востока СССР. II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1969). Числа

хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г. и А. Д. Тихонова. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. Бот. ж., 58, 3. — Крогулевич Р. Е. (1971). Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В сб.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск. — Петрова О. А. (1968). Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания (на материале некоторых злаков флоры Украинской ССР). Автореф. канд. дисс. — Рожевиц Р. Ю. (1934). Род *Poa* L. Флора СССР, 2. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатки). Вестн. ЛГУ, 15. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1968). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. Бот. ж., 53, 12. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1973). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. II. Бот. ж., 58, 1. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1939). Географическое распространение полиплоидов. I. Исследование растительности Памира. Уч. зап. ЛГУ, 35. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948а). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 66. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948б). Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 66. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Цвелев Н. Н. (1963). Заметки о злаках флоры СССР. III. Род *Vahlodea* Fries в СССР. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, 22. — Цвелев Н. Н. (1964). Род *Deschampsia* Beauv. Арктич. флора СССР, II. — Цвелев Н. Н. (1968а). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 53, 3. — Цвелев Н. Н. (1968б). Род *Helictotrichon* Bess. Растения Центр. Азии, IV. — Цвелев Н. Н. (1968в). Заметки о злаках флоры СССР. V. Новости сист. высш. раст., 1968. — Цвелев Н. Н. (1970а). *Trisetum flavescens* (L.) Beauv. Список раст. Герб. флоры СССР, 18. — Цвелев Н. Н. (1970б). К систематике родов *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers. в СССР. Новости сист. высш. раст., 7. — Цвелев Н. Н. (1970в). Заметки о некоторых родах злаков (*Gramineae*) флоры СССР. Новости сист. высш. раст., 7. — Цвелев Н. Н. (1972). О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*). В сб.: История флоры и растительности Евразии. Л. — Чопанов П., В. Н. Юрцев. (1973). Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. Бот. ж., 58, 2. — Юрцев Б. А. (1964). Род *Helictotrichon* Bess. Арктич. флора СССР, II. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — Albers F. (1972). Cytosystematische Untersuchungen in der Subtribus *Deschampsiineae* Holub (Tribus *Aveneae* Nees). II. Die Gattungen *Vahlodea* Fr. und *Avenella* Koch. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 85, 5—6. — Baum B. R. (1968). Delimitation of the genus *Avena* (*Gramineae*). Canad. J. Bot., 46.— Hämet-Ahti L., V. Virrankoski. (1971). Cytotaxonomic notes on some monocotyledons of Alaska and northern British Columbia. Ann. Bot. Fenn., 8, 2. — Holub J. (1962). Ein Beitrag zur Abgrenzung der Gattungen in der Tribus *Aveneae*: die Gattung *Avenochloa* Holub. Acta Horti Bot. Pragensis, 1962. — Kawano S. (1963). Cytogeography and evolution of the *Deschampsia caespitosa* complex. Canad. J. Bot., 41. — Lawrence W. (1945). Some ecotypic relations of *Deschampsia caespitosa*. Amer. J. Bot., 32, 6. — Löve A. (1967). IOPB chromosome number reports. XIV. Taxon, 16. — Morrison M. S. (1959). Cytotaxonomy of the genus *Trisetum*. Proc. IX Intern. Bot. Congr., 2 (Abstr.). — Potztal E. (1968). Nomenclaturische Notizen zu drei *Trisetum*-Arten (*Gramineae*). Willdenowia, 5, 1. — Sadanaga K. (1962). Cytology of three species of *Helictotrichon*. Canad. J. Genet. a. Cytol., 4, 3. — Taylor R., G. Mulligan. (1968). Flora of the Queen Charlotte Islands. P. 2. Cytological aspects of the vascular plants. — Ujhelyi J. (1962). Data to the systematics of the subsectio *Bulbosae* of the genus *Koeleria*. II. Ann. hist.-nat. Mus. Nation. Hungar. (part bot.), 54.

Ленинградский
государственный университет
и
Биолого-почвенный институт
Академии наук СССР,
Владивосток.

Получено 12 VII 1974.

УДК 58.9 : 582.542 (252.51) (517.3)

**Д. Банзрагч, З. В. Карамышева,
С. Мунх-Баяр, Ц. Цэгмид**

НОВЫЕ НАХОДКИ ПЕРИСТЫХ КОВЫЛЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ СТЕПНОЙ ЧАСТИ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ [1]

D. BANZRAGCH, Z. V. KARAMYSHEVA, S. MUNKH-BAYAR, Ts. TSEGMID. NEW FINDS OF *STIPA* SPECIES FROM THE SERIES *PENNATAE* ON THE TERRITORY OF THE STEPPE PART OF MONGOLIA PEOPLES' REPUBLIC

Описываются изолированные местонахождения двух видов перистых ковылей (*Stipa rubens* P. Smirn., *S. kirghisorum* P. Smirn.), обнаруженные в хр. Хан-Хухийн-Ула (северо-западная окраина Хангайского горного массива), далеко за пределами их основного ареала. Кратко анализируется видовой состав сообществ с участием или доминированием этих видов, их положение в рядах поясных и зональных смен. Выявлено, что участок красноковыльной степи лежит в поясе горных луговых степей на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула, причем красноковыльная степь в этом хребте по составу очень близка к горным луговым степям восточноказахстанско-алтайского (калбинского) типа. Киргизский ковыль связан с зарослями кустарников (*Spiraea hypericifolia*, *Lonicera microphylla*) на южном макросклоне, в поясе опустыненных степей (на границе с сухими степями). Обсуждается вопрос о ботанико-географических связях степной растительности Восточного Казахстана, степной части Алтая, северо-восточного склона Монгольского Алтая и северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула.

При районировании Евразиатской степной области в качестве одного из главных флористических и фитоценотических критериев для выделения ботанико-географических регионов выступают географические закономерности распределения видов или подродовых таксонов (рядов) рода *Stipa*. Многие ботанико-географические рубежи, в том числе подобластные, провинциальные, подпровинциальные и подзональные, устанавливаются по границам ареалов ковылей, доминирующих в сообществах плакорных и неплакорных местообитаний. И хотя на всех уровнях районирования принимается во внимание целый комплекс признаков и особенностей растительного покрова и флоры, уточнение ареалов господствующих видов ковылей имеет большое значение. Ценный материал может дать анализ изолированных нахождений видов и сообществ, обнаруженных далеко за пределами их основного ареала. Этот анализ помогает в воссоздании истории растительного покрова или отдельных флористических комплексов, в установлении ботанико-географических связей отдаленных территорий и в других аспектах характеристики флоры и растительности. С этой точки зрения известный интерес представляют новые находки перистых ковылей (*Stipa rubens* и *S. kirghisorum* [2]), собранных нами на территории степной части Монгольской Народной Республики, которые несколько уточняют прежние представления о географии этих видов.

Как известно, перистые ковыли из ряда *Pennatae* Roshev. (переднеазиатского центра происхождения), преобладающие в степных ценозах Причерноморья и Казахстана, очень редко заходят в степи МНР, что дало основание для выделения двух самостоятельных подобластей в пределах Евразиатской степной области: Причерноморско-Казахстанской и Центральноазиатской (Лавренко, 1942, 1954, 1956, 1970а, б). До настоящего времени на территории Центральноазиатской степной подобласти обнаружены лишь редкие местонахождения отдельных ковылей этого ряда. В статье, посвященной вопросу о восточных пределах распространения перистых ковылей, Е. М. Лавренко (Лавренко, Никольская, 1965)

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР.

[2] Латинские названия растений приводятся по работам В. И. Грубова (1955, 1972) и по опубликованным выпускам издания «Растения Центральной Азии» (1963—1971).

приводит ряд сборов из Монгольского Алтая, Джунгарии и Восточного Тянь-Шаня. Часть указанных им местонахождений относится к Центральноазиатской степной подобласти. Это *Stipa rubens*, найденный в хр. Джаир, в Пограничной Джунгарии на территории КНР, а также на склонах Тянь-Шаня, обращенных к Илийской депрессии (Юнатов, 1950), и *S. szowitsiana*, собранный на южном макросклоне Монгольского Алтая в районе Бурчум-Шара-Сумэ, который отнесен Лавренко (Лавренко, Никольская, 1965) к Евразиатской степной области.[3] Эти местонахождения приурочены к горным и предгорным районам и расположены близко к западной границе Центральноазиатской степной подобласти. Лишь одна точка — *S. pennata* s. str. из степных районов Монгольской Даурии (Селенгинский аймак, Иро сомон, Е. Кузнецов) — относится к восточному региону этой подобласти.

Все остальные указания на сборы «западных» по отношению к Центральной Азии ковылей связаны с пустынными территориями, где перистые ковыли распространены также в горах, в степных сообществах, сформировавшихся в результате вертикальной поясности растительного покрова. Например, серия находок перистых ковылей сделана по южному склону Монгольского Алтая (*Stipa pennata* s. str., *S. kirghisorum*, *S. hohenackeriana*, *S. szowitsiana*, *S. richteriana*). Местонахождения нескольких видов (*S. kirghisorum*, *S. macroglossa*, *S. pennata*, *S. lessingiana*, *S. szowitsiana*) приурочены к территории Пограничной Джунгарии, а также к Восточному Тянь-Шаню, к его северному, реже южному склону (*S. kirghisorum*, *S. macroglossa*, *S. lessingiana*, *S. richteriana*).

Для пустынных территорий Монголии известны только три точки сборов *S. kirghisorum*. Это сборы В. И. Грубова (хранящиеся в гербарии Ботанического института АН СССР) из обособленного горного массива Байтак-Богдо-Нуру, расположенного в пустынном округе Джунгарской Гоби (Грубов, 1963), а также сборы Н. Манибазара из Кобдоского аймака (Булган сомон, по левобережью р. Булугун, падь Улясту). Эти материалы находятся в Институте биологии АН МНР.

Как видим, подавляющее большинство перечисленных выше находок перистых ковылей было сделано либо в контактной полосе между двумя подобластями Евразиатской степной области, либо в пустынных регионах, растительность и флора которых носят переходный характер и обогащены за счет целого ряда «западных» видов. К таким территориям относится и Джунгария, в монгольской части которой обнаружен киргизский ковыль. Лавренко (Лавренко, Никольская, 1963, 1965) и Грубов (1963), хотя по-разному трактуют положение Джунгарии в схеме ботанико-географического районирования Палеарктики, признают промежуточный характер ее растительности и флоры и отмечают черты, сближающие Джунгарию с сопредельной Средней Азией. Кроме казахстанско-среднеазиатского вида ковыля *Stipa kirghisorum*, в Джунгарии ранее были найдены другие виды среднеазиатской флоры.

Особый интерес представляет находка киргизского ковыля на территории Дзабханского аймака около Баян-Ула сомона по южному склону горы Бужир (сборы Х. Тумбаа).[4] Указанное местонахождение расположено на территории лесостепи (Хангайская лесостепная подпровинция, по Лавренко, 1970б), далеко от основного ареала и является, по-видимому, самым восточным пределом распространения данного вида в МНР.

Наши сборы перистых ковылей в хр. Хан-Хухийн-Ула также относятся к территориям, значительно удаленным от их основного ареала. Обнаруженное изолированное местонахождение *S. kirghisorum* занимает промежуточное положение между точками на южном макросклоне Монгольского Алтая и находкой в Дзапханском аймаке. Наша находка

---

[3] Подробные сведения о местах сборов этих и перечисленных далее видов приводятся в работе Е. М. Лавренко (Лавренко, Никольская, 1965) и в издании «Растения Центральной Азии» (1968).

[4] Эти гербарные сборы хранятся в Институте животноводства Министерства сельского хозяйства МНР.

S. rubens отмечает, вероятно, самое восточное проникновение этого вида в МНР.

Кратко охарактеризуем сообщества с участием и доминированием перистых ковылей, описанные нами в хр. Хан-Хухийн-Ула.

S. kirghisorum (рис. 1, *1*), был найден в Хиргис сомоне Убсунурского аймака, на шлейфе южного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула, обращенного к оз. Хиргис-Нур, в 38 км к северу от родника Могой-Булак, на высоте 1760 м над ур. м. (№ 4761, 18 VII 1973). Редкие экземпляры киргизского ковыля росли по периферии зарослей *Spiraea hypericifolia* и *Lonicera microphylla*, которые располагались по днищу глубокого сайра, у основания его крутого борта.

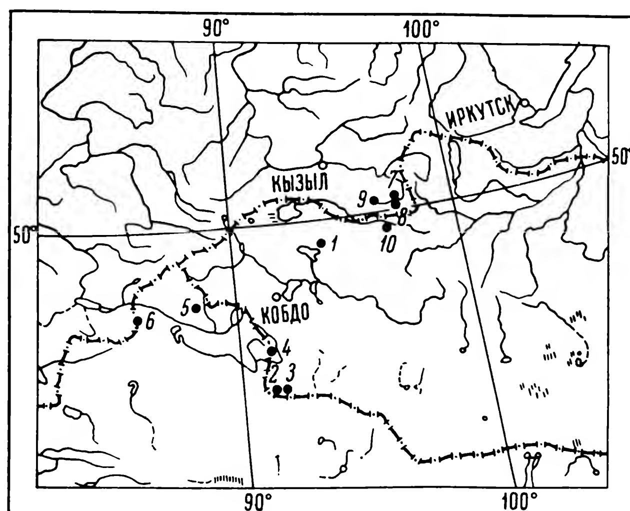


Рис. 1. Точки сборов *Stipa kirghisorum* P. Smirn. на восточном пределе ее распространения.

1 — в хр. Хан-Хухийн-Ула; *2* — в Монгольском Алтае, хр. Байтак-Богдо-Нуру, Тахияру-Ула, левая падь Улясту-Гол, в 4 км от устья ущелья, северный склон, 2000 м. над ур. м. (В. И. Грубов); *3* — там же, в 7 км от устья ущелья, каменистые и скалистые склоны северной экспозиции (В. И. Грубов); *4* — Кобдосский аймак, Булган сомон, падь Улясту, по левобережью р. Булугун близ летней стоянки сомона, северный склон гор, типчаковая степь, 15 VII 1963 (Н. Манибазар); *5* — КНР, Монгольский Алтай, в 15 км к юго-юго-востоку от Шара-Сумэ, по дороге на Щипати, по левобережью р. Кран (на Черном Иртыше), остепненная пустыня, по лощинам среди увалов (А. А. Юнатов); *6* — Западная Монголия, гора Май-Капчагай, каменистые склоны (Б. К. Шишкин); *7* — хр. Восточный Танну-Ола, степи близ оз. Тере-Холь, долина р. Карги при впадении р. Шаганар (Соболевская, 1953); *8* — там же, каменистые степи близ поселков Сагыр-Сеп, Сосновка, Бай-Хак (Соболевская, 1953); *9* — там же, барханные пески близ оз. Тере-Холь (Соболевская, 1953); *10* — Дзапханский аймак, Баян-Ула сомон, южный склон горы Бужир, № 639, 15 VII 1968 (Х. Тумбаа).

Участок лежит в пределах степного пояса на границе двух высотных поясов II порядка: опустыненных и сухих степей. В поясе опустыненных степей, занимающем на южном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула широкую полосу от 1300 до 1700 м, преобладают разнообразные сообщества ковыльковой (Stipeta gobicae) формации: ковыльковые с *Krascheninnikovia ceratoides*, ковыльковые, змеевково-ковыльковые (*Stipa gobica*, *Cleistogenes squarrosa*) с участием видов пустынного и пустынно-степного разнотравья и полукустарничков (*Potentilla astragalifolia*, *Gypsophila desertorum*, *Ephedra sinica* и др.). Выше 1700 м в составе ковыльковых степей намечается примесь некоторых сухостепных видов (*Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida* и др.), а на высоте 1860 м начинают господствовать типично сухостепные холоднополынно-тырсовые (*Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*) сообщества на каштановых почвах.

Киргизский ковыль имеет довольно обширный ареал, на протяжении которого он несколько меняет свою экологию. В горах Средней Азии, с которыми связан основной ареал *Stipa kirghisorum*,[5] этот вид ковыля

[5] Киргизскоковыльные степи широко распространены в Центральном Тянь-Шане (Головкова, 1959). По Н. И. Рубцову (1950, 1954), среди северотяншанских степей

растет преимущественно в степных и кустарниковых сообществах на южных каменистых склонах в степном поясе и пустынно-степных предгорьях (Гамаюнова, Голоскоков, 1949; Степанова, 1950, 1962), хотя в литературе имеются указания на его распространение в местообитаниях с повышенным увлажнением. Так, он отмечен в составе сообществ высокогорных степей, сочетающихся с арчевниками, а также в среднегорном поясе и поясе горных луговых степей, причем в сформированных им степях отмечены луговые мезофильные и ксеромезофильные виды (Рубцов, 1954; Головкова, 1959, и др.).

В Центральном Казахстане, где распространение и фитоценотическая роль *S. kirghisorum* выявлены достаточно подробно (Карамышева, 1960а, б;

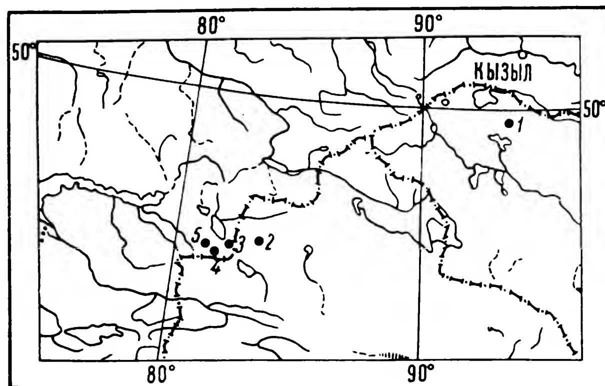


Рис. 2. Точки сборов *Stipa rubens* P. Smirn. на восточном пределе ее распространения.

1 — в хр. Хан-Хухийн-Ула; *2* — в Пограничной Джунгарии (КНР), хр. Джаир, перевал Джаир по дороге от Толи на Оту, горная овсецово-типчаковая степь по днищу межсопочных сухих лощин, разнотравно-ковыльная луговая степь (А. А. Юнатов, Ли Ши-ин, Юань И-фэнь); *3* — Казахская ССР, хр. Саур, низкие северные предгорья в 40 км к юго-востоку от г. Зайсан, по окраинам зарослей кустарников, № 2913, 17 VII 1965 (В. И. Василевич и др.); *4* — хр. Саур, перевал Баймурза (6 VIII 1958, Е. Степанова); *5* — Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, Чиликтинская долина (1931 г., Дмитриева, Соболева).

Сафронова, 1965, 1968; Карамышева, Рачковская, 1973), киргизско-ковыльные степи распространены в основном в пустынно-степной полосе по южной окраине Центрально-Казахстанского мелкосопочника, на территории, где в растительном покрове прослеживается влияние соседней Средней Азии. Лишь в незначительном обилии *S. kirghisorum* встречается на каменистых местообитаниях в степном поясе Северного Казахстана (в горах Ерментау и Баянаул) (Природное районирование Северного Казахстана, 1960) и заходит в кустарниковые сообщества полосы сухих степей (Карамышева, 1960а, б).

Наиболее характерен *S. kirghisorum* в Центральном Казахстане для сообществ кустарников, растущих по логам и на южных каменистых склонах, но доминирует он и в очень своеобразных типах степей — сублессингиановополынно-типчаково-киргизскоковыльных (*Stipa kirghisorum*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia sublessingiana*), распространенных на равнинах на юге степной части мелкосопочника. Из кустарников, обычно ассоциирующихся со *Stipa kirghisorum*, следует назвать в первую очередь *Spiraea hypericifolia*, а также казахстанско-северотуранский вид *Caragana balchaschensis* и эндемичный для центральной части мелкосопочника вид *C. bongardiana* (Сафронова, 1965, 1968). Таким образом, и в хр. Хан-Хухийн-Ула, где *Stipa kirghisorum* был найден в зарослях *Spiraea hypericifolia* и *Lonicera microphylla*, он сохранил экологические позиции, свойственные этому виду в Центральном Казахстане.

Другой вид перистого ковыля — *Stipa rubens* (рис. 2, *1*) — был собран на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула, Убсунурском ай-

сообщества Stipeta kirghisorum также играют большую роль. В Джунгарском Алатау и в Тарбагатае эта формация встречается реже (Рубцов, 1950, 1954; Арыстангалиев, 1957; Степанова, 1962).

маке, в Ундэр-Хангай сомоне, в 10 км к северу от горы Торбдчи-Обо, в сниженных предгорьях на высоте 1630 м над ур. м., в верхней части мягкого задернованного склона северо-восточной экспозиции (№ 5006, 24 VII 1973). *S. rubens* являлся эдификатором в горной луговой осоково (*Carex pediformis*)-красноковыльной степи с кустарниками (*Potentilla fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*) и образовывал мощный покров (60% покрытия от общего проективного покрытия травостоя, которое составляет 95%). Приводим список видов, зарегистрированных в луговой осоково-красноковыльной степи (участок 10×10 м²) (см. таблицу).

Как видно из приведенного списка, среди злаков, кроме *Stipa rubens*, зарегистрированы: плотнодерновинные *S. capillata* и *Helictotrichon altaicum*, *Festuca valesiaca* рыхлодерновинные *H. schellianum*, *Phleum phleoides* и корневищные *Zerna inermis* и *Hierochloa odorata*, причем оба вида овсецов являлись доминантами (по 5—7% проективного покрытия). Очень характерно для этого сообщества обилие восточнопалеарктического горно-лугово-степного вида *Carex pediformis*.

Среди разнотравья, многочисленного (свыше 40 видов) и разнообразного по экологии, преобладали мезофильные луговые (*Sanguisorba officinalis*, *Rumex acetosella*, *Aconitum barbatum* и др.), ксеромезофильные лугово-степные и степные виды (*Trifolium lupinaster*, *Scabiosa ochroleuca*, *Thalictrum petaloideum*, *Senecio campester*, *Polygala hybrida*, *Polygonum angustifolium*, *Veronica incana* и др.), а также лугово-степные и степные петрофилы (*Coluria geoides*, *Thalictrum foetidum*, *Aster alpinus*, *Schizonepeta multifida*, *Sedum hybridum*, *Orostachys spinosa* и др.). Особенно поразительно участие в составе красноковыльной степи папоротника *Botrychium lunaria*, обычно распространенного в лиственничных и смешанных лесах. Существованию этого мезофильного вида в степном сообществе благоприятствуют сомкнутость травостоя и мощный слой увлажненного войлока, покрывающего сплошь поверхность почвы. Большая видовая насыщенность, сложная синузиальная структура, обилие мезофильных и ксеромезофильных видов разнотравья и злаков, среди которых отмечены корневищные виды, — эти и некоторые иные особенности, присущие описанному сообществу, характерны для красноковыльной формации на всем протяжении ее обширного ареала и особенно на северных его пределах (Исаченко, Рачковская, 1961; Карамышева, Рачковская, 1973).

Участок красноковыльной степи располагается в поясе горных луговых степей, распространенных на северном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула на высоте 1500—1600 м над ур. м. Господствующее положение среди степных сообществ занимают здесь осоково-овсецовые (*Helictotrichon altaicum*, *H. schellianum*, *Carex pediformis*), овсецово-осоковые, кустарниково (*Potentilla fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*)-осоково-овсецовые и другие типы степей, очень близкие по составу и структуре к описанной выше красноковыльной степи. Во всех степных и кустарниковых сообществах среди разнотравья преобладает горнолугово-степной алтайский (вернее, восточноказахстанско-южносибирско-западномонгольский) вид *Coluria geoides*. Горные луговые степи на высоте 1600 м над ур. м. переходят в лиственничные леса, причем контакт между степными и лесными сообществами осуществляется через заросли мезофильных кустарников (*Potentilla fruticosa*, *Spiraea flexuosa*, *Cotoneaster melanocarpus* и др.) и участки остепненных лугов, где также в большом обилии присутствует *Coluria geoides*.

Существование изолированных участков красноковыльных и киргизскоковыльных степей в Центральноазиатской степной подобласти представляет значительный ботанико-географический интерес. Особенно интересно захождение *Stipa kirghisorum* в пустынно-степные предгорья южного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула, в растительном покрове которого господствует комплекс типично центральноазиатских и монгольских пустынных и степных ценозов. Весь высотный ряд сообществ на южном макросклоне хр. Хан-Хухийн-Ула: от баглуровых (*Anabasis brevifolia*) с *Convolvulus gortschakovii* и *Reaumuria soongorica* и ковыльково-баглуро-

Список видов горной луговой осоково-красноковыльной степи

Вид	Покрытие, %	Обилие (по Друде)
Кустарники		
Potentilla fruticosa	5—8	sp—cop_1
Cotoneaster melanocarpus	1—2	sp
Полукустарнички		
Thesium refractum	< 1	sol
Dianthus versicolor	< 1	sol
Alyssum lenense	< 1	sol
Thymus gobicus	< 1	sol
Злаки многолетние		
Плотнодерновинные		
Stipa rubens	60	cop_2
Helictotrichon altacum	5—7	cop_1
Festuca valesiaca	2—3	sp—cop_1
Stipa capillata	1—2	sp—cop_1
Рыхлодерновинные		
Helictotrichon schellianum	5—7	cop_1
Phleum phleoides	< 1	sol
Корневищные		
Zerna inermis	1—2	sp
Hierochloa odorata	< 1	sol
Осоки плотнодерновинные		
Carex pediformis	8—10	cop_{1-2}
Многолетники травянистые длительновегетирующие		
Coluria geoides	5—8	cop_{1-2}
Schizonepeta multifida	5—7	cop_1
Veronica incana	5—7	cop_1
Aster alpinus	5	cop_1
Gentiana decumbens	1	sp
Sanguisorba officinalis	1	sp
Trifolium lupinaster	1	sp—cop_1
Leontopodium ochroleucum	1	sp—cop_1
Thalictrum foetidum	1	sp—cop_1
Polygala hybrida	1	sp—cop_1
Allium schoenoprasum	< 1	sol
Polygonum angustifolium	< 1	sol—sp
Rumex acetosella	< 1	sol
Thalictrum petaloideum	< 1	sol
Aconitum barbatum	< 1	sol—sp
Draba lanceolata	< 1	sol—sp
Orostachys spinosa	< 1	sol
Sedum hybridum	< 1	sol
Astragalus mongholicus	< 1	sol
Oxytropis strobilacea	< 1	sol—sp
Vicia multicaulis	< 1	sol—sp
Bupleurum scorzonerifolium	< 1	sol—sp
Phlomis tuberosa	< 1	sol
Pedicularis achilleifolia	< 1	sol
Galium verum	< 1	sol—sp
Scabiosa ochroleuca	< 1	sol
Artemisia tanacetifolia	< 1	sol—sp
Hieracium sp.	< 1	sol
Galatella daurica	< 1	sol
Scorzonera radiata	< 1	sol—sp
Senecio campester	< 1	sol
Однолетники длительновегетирующие		
Gentiana squarrosa	< 1	sp
Папоротники		
Botrychium lunaria	< 1	sol—sp

вых пустынь на подгорных равнинах (на высоте 950—1300 м над ур. м.) до разнотравно-типчаковых (*Festuca lenensis*) с участием высокогорных элементов степей (выше 2700 м над ур. м.), является чрезвычайно характерным и повторяется в других горных массивах на южном макросклоне Хангайского нагорья.[6] На рис. 1 хорошо видно, насколько удалена данная точка сбора (*1*) от других, также изолированных местонахождений *Stipa kirghisorum*. Так, от находок в горах Байтак-Богдо-Нуру (рис. 1, *2*, *3*) она отделена обширной пустынной и пустынно-степной впадиной Котловины Больших озер и магистральным хребтом Монгольского Алтая. Точки сборов в хр. Восточный Танну-Ола (Соболевская, 1953) расположены ближе (рис. 1, *7—9*), но также изолированы от хр. Хан-Хухийн-Ула Убсунурской впадиной и северным макросклоном Восточного Танну-Ола.

Что касается северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула, где был обнаружен восточнопричерноморско-казахстанский вид перистого ковыля *Stipa rubens*, то в растительном покрове и флоре этой территории наблюдается целый ряд особенностей, отличающих ее от других регионов Монголии. В литературе уже неоднократно обсуждался вопрос о специфике растительности Убсунурской котловины, а именно о проникновении туда характернейших ценозообразователей джунгаро-туранских пустынь (Юнатов, 1950; Грубов, 1955, 1963; Лавренко, 1965). Пустыни на бурых почвах, сформированные казахстанско-северотуранским видом — тасбиюргуном (*Nanophyton erinaceum*), а также комплексы пустынно-степных и степных сообществ на светлокаштановых почвах и солонцах, в которых эдификаторную роль играют некоторые причерноморско-казахстанские, казахстанские и джунгаро-казахстанские виды (*Stipa capillata*, *S. sareptana*, *Artemisia schrenkiana*),[7] поднимаются по шлейфам северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула до высоты 1250—1300 м над ур. м.

В сухостепных сообществах также встречаются виды, тяготеющие по характеру своего ареала к более западно расположенным регионам Евразиатской степной области. Это, например, *Stipa capillata*, основной ареал которой связан со степными территориями Причерноморья и Казахстана и особенно Восточного Казахстана, где широкое распространение получают караганово-холоднополынно-тырсовые степи (*Caragana pumila*, *Stipa capillata*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Veronica pinnata*). В Монголии этот вид ковыля-волосатика встречается только в Монгольском Алтае и Котловине Больших озер (Растения Центральной Азии, 1968).

Как мы отмечали выше, флористическими особенностями обладают и горные луговые (овсецовые и осоковые) степи, в которых в большом обилии встречается лугово-степной петрофил *Coluria geoides*. Распространение этих своеобразных степей (кроме северного макросклона Хан-Хухийн-Ула) было прослежено нами в Монгольском Алтае (во внутренней долине хр. Тургэн-Ула, а также на его северо-восточном макросклоне, обращенном к Убсунурской котловине) и на северном макросклоне хр. Тарбагатай (в долине р. Идэр, в Тосон-Цэнгэл сомоне). Вне пределов Монголии степи с *C. geoides* описаны в степном поясе на северном склоне хр. Тарбагатай (Степанова, 1962), в восточной части Тувинской Авто-

---

[6] Подобную же смену растительных сообществ мы наблюдали, например, на южном макросклоне Центрального Хангая, на склонах горы Богдо-Ула, имеющей высоту 3014 м (Ба-Цаган сомон Баян-Хонгорского аймака).

[7] В пустынно-степных комплексах на шлейфах северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула среди наших сборов, определенных Н. Н. Цвелевым, не отмечены типичные формы *Stipa sareptana*, а встречается целая серия переходных форм, приближающихся по своим признакам то к *S. sareptana*, то к *S. krylovii*. Однако *S. sareptana* довольно широко распространен в сообществах сухих и пустынных степей Западной Монголии (Монгольский Алтай, Котловина Больших озер, Орог-Нур), а также заходит в Северо-Западную Монголию (Хангай — водораздел рек Чулуту и Хануй) и в Гобийский Алтай (Их-Богдо-Ула и хр. Баян-Ундэр-Нуру) (Растения Центральной Азии, 1968; Грубов, 1972).

номной Республики (Соболевская, 1950, 1953), в южной, степной части Красноярского края (Черепнин, 1953). Особенно характерны они для степного пояса Калбинского хребта (Карамышева, Рачковская, 1966, 1971), причем наблюдается большая близость флористического состава горных луговых степей Калбинского хребта и хр. Хан-Хухийн-Ула (не только в отношении эдификаторов и доминантов, но и сопутствующих видов). Участки богаторазнотравно-осоково-красноковыльных степей с *C. geoides* обнаружены в восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в горах Джаксы-Абралы около пос. Кайнар Семипалатинской области) — это самый западный участок распространения подобных степей. Следовательно, в растительности всего северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула (за исключением лесного и высокогорного поясов) наблюдаются черты некоторого своеобразия, и существование там красноковыльных степей является лишь одним из примеров проникновения в Монголию не свойственных ей растительных сообществ и видов.

Анализ ареалов этих видов позволяет установить интересные ботанико-географические связи хр. Хан-Хухийн-Ула с сопредельными территориями. Речь идет не только об общих этапах в развитии Джунгаро-Туранских пустынь и пустынь Убсунурской впадины (включая сюда и шлейфы северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула) в конце третичного и начале четвертичного периода, что уже достаточно подтверждено ботанико-географическими (Грубов, 1955, 1963), новейшими палеонтологическими и палеогеографическими данными (Девяткин, 1970), но и о контактах в развитии степной растительности Восточного Казахстана, степного Алтая, северо-восточного макросклона Монгольского Алтая и северного макросклона хр. Хан-Хухийн-Ула. Особенно отчетливо проявляются черты близости при анализе состава и структуры растительности горных луговых степей.

Время и конкретные пути осуществления связей заслуживают специального изучения. Концентрация находок «западных» видов в головной части Монгольского Алтая, значительное обеднение комплекса этих видов к востоку подкрепляют мысль о возможном западном пути их проникновения. Это относится, по-видимому, и к красному ковылю, хотя красноковыльные степи встречаются к северу от обнаруженного нами местонахождения. Так, *Stipa rubens* собран в 25 точках в степных впадинах Красноярского края (Черепнин, 1953). Однако он отсутствует в Усинской, самой южной впадине и в соседней с Монголией Туве (Соболевская, 1953), а его появление в Хакасско-Минусинской впадине неудивительно, так как эта впадина, ограниченная Кузнецким Алатау, Западным и Восточным Саяном, на севере граничит с Западно-Сибирской низменностью и постепенно в нее переходит. В растительном покрове Западно-Сибирской низменности красноковыльные степи занимают одно из ведущих мест. Однако весь комплекс сопутствующих красному ковылю видов в хр. Хан-Хухийн-Ула скорее свидетельствует о горном характере степных ценозов и их отличии от равнинных степей Западной Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

Арыстангалиев С. (1957). Степная растительность Кунгей Ала-Тау. Изв. АН КазССР, сер. биол., 1 (13). — Гамаюнова А. П., В. П. Голосков. (1949). Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор. Изв. АН КазССР, 74, сер. бот., 4. — Головкова А. Г. (1959). Растительность Центрального Тянь-Шаня. Ч. 1. Характеристика растительных сообществ Центрального Тянь-Шаня. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комисс., 67. — Грубов В. И. (1963). Ботанико-географическое районирование Центральной Азии. Растения Центральной Азии, 1. — Грубов В. И. (1972). Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Монгольской Народной Республики». Нов. сист. высш. раст., 9. — Девяткин Е. В. (1970). Геология кайнозоя Западной Монголии. В сб.: Геология мезозоя и кайнозоя Западной Монголии. (Тр. Совм. Сов.-Монг. Научно-исслед. геол. экспед., 2). — Исаченко Т. И., Е. И. Рачковская. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казах-

стана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — Карамышева З. В. (1960а). Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 45, 1. — Карамышева З. В. (1960б). Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. Бот. ж., 45, 8. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1966). О ботанико-географическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 51, 10. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1971). Интересные флористические находки на территории степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 56, 4. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Лавренко Е. М. (1942). О провинциальном расчленении Евразиатской степной области. Бот. ж., 27, 6. — Лавренко Е. М. (1954). Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. Вопросы ботаники, 1. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, II. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. ж., 50, 1. — Лавренко Е. М. (1970а). Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 5. — Лавренко Е. М. (1970б). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 12. — Лавренко Е. М., Н. И. Никольская. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. ж., 48, 12. — Лавренко Е. М., Н. И. Никольская. (1965). О распространении в Монгольском Алтае, Джунгарии и Восточном Тянь-Шане некоторых западных видов ковыля. Бот. ж., 50, 10. — Природное районирование Северного Казахстана. (1960). — Растения Центральной Азии. (1963—1971). 1—6. — Рубцов Н. И. (1950). О геоботаническом районировании Тянь-Шаня. Бюлл. МОИП, сер. биол., 55, 4. — Рубцов Н. И. (1954). Степи Северного Тянь-Шаня. Изв. АН КазССР, сер. биол., 7. — Сафронова И. Н. (1965). О распространении и экологии *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark. Бот. ж., 50, 8. — Сафронова И. Н. (1968). Новые данные о распространении *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark. в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. Бот. ж., 53, 10. — Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы. — Степанова Е. Ф. (1950). Растительность Западного Тарбагатая. Изв. АН КазССР, 98, сер. бот., 5. — Степанова Е. Ф. (1962). Растительность и флора хр. Тарбагатай. — Черепнин Л. М. (1953). Флора и растительность южной части Красноярского края. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комисс., 39.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Институт ботаники
Академии наук МНР,
г. Улан-Батор.

Получено 29 V 1974.

УДК 005 : 001.8 : 582.262.2

Г. М. Паламарь-Мордвинцева

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА Е. С. СМИРНОВА В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *SPHAEROZOSMA* CORDA (*DESMIDIALES*)

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA. APPLICATION OF THE METHOD OF TAXONOMIC ANALYSIS BY E. S. SMIRNOV IN SYSTEMATICS OF THE GENUS *SPHAEROZOSMA* CORDA (*DESMIDIALES*)

Применение метода таксономического анализа Е. С. Смирнова (1969) для 9 видов *Sphaerozosma* Corda (включая 2 вида рода *Onychonema*) позволило объективно подтвердить правильность таксономических преобразований этого рода, проведенных Буррелли (Bourrelly, 1964). Полученная цифровая информация о видах этого рода позволила разбить его на две хорошо очерченные группы видов, тесно связанных между собой. Одна группа видов обладает общим признаком — наличием на верхушках полуклеток

двух диагональных отростков, — характерным для рода *Sphaerozosma* Corda. К этой группе принадлежат *S. vertebratum* (Bréb.) Ralfs, *S. aubertianum* West, *S. filiforme* (Ehr.) Bourr., *S. laeve* (Nordst.) Thom. и *S. commiscuum* (Skuja) Pal.-Mordv. comb. nov. (рис. 3), другая группа видов обладает общим признаком — наличием четырех гранул на верхушках полуклеток, характерным для рода *Teilingia* Bourr. К этой группе принадлежат *T. excavata* (Ralfs) Bourr., *T. granulata* (Roy et Biss.) Bourr., *T. quadrispinata* (Scott et Grönbl.) Bourr., *T. wallichii* (Jacobs.) Bourr., *T. spinulosa* (Delp.) Bourr. (рис. 2). Большинство указанных видов из обоих родов, кроме *S. commiscuum*, найдены на территории СССР.

Каждый систематик, имеющий дело с определенной группой растений, испытывает значительные затруднения, когда возникает спорный вопрос о принадлежности какого-либо таксона или группы таксонов к данной систематической группе. В таком случае необходимо произвести оценку признаков сомнительного вида (или группы видов) и установить их меру сходства или различия с данной систематической группой. Однако установить степень истинного родства или сходства часто бывает очень трудно, а иногда и невозможно. И тут на помощь систематику приходят точные методы, которые дают возможность объективного решения спорных вопросов.

Метод таксономического анализа Е. С. Смирнова позволяет математически оценить значимость признаков исследуемых таксонов и таким образом на объективной основе установить степень их сходства. В данной работе использован метод Е. С. Смирнова (1969) для таксономического анализа видов рода *Sphaerozosma* Corda с целью установления сходства этих видов.

Род *Sphaerozosma* принадлежит к группе нитчатых десмидиевых водорослей. Этот род был установлен Корда (Corda) в 1835 г. с одним видом *Sphaerozosma elegans*. Корда не опубликовал диагнозов выделенных им рода и вида, но зато дал очень хорошие четкие рисунки их и подписи к ним. Благодаря этому более поздние исследователи смогли распознать и описать этот род. Первый полный диагноз рода *Sphaerozosma* был дан Ральфсом (Ralfs) в 1848 г. в его монографии, посвященной британским десмидиевым. Среди характерных особенностей рода Ральфс отметил длинные, окруженные общей слизью нити, в которых клетки тесно соединяются друг с другом посредством железкоподобных отростков, расположенных на верхушках полуклеток. Ральфс установил также, что клетки *Sphaerozosma* имеют глубокую перетяжку, в результате чего образуются 2 сегмента (т. е. 2 полуклетки). Типовым видом рода Ральфс избрал *S. vertebratum* (Brèb.) Ralfs, а *S. elegans* Corda отнес в синонимы. Кроме того, Ральфс описал еще один вид *S. excavatum* Ralfs, который, в противополождость первому виду, характеризовался наличием на верхушках полуклеток четырех гранул, а не двух отростков. Ральфс подчеркнул, что род *Sphaerozosma* отличается от родов *Desmidium*, *Didymoprium* и *Hyalotheca* ровными нитями, которые не скручиваются (в чем он ошибался), глубоким разделением клетки на 2 сегмента и особенно наличием маленьких железкоподобных отростков или гранул в местах соединения клеток.

В 1860 г. Валлих (Wallich) описал новый род *Onychonema* с типовым видом *O. uncinatum*. Этот род, как и род *Sphaerozosma*, характеризуется соединенными в нити клетками и наличием двух верхушечных диагонально расположенных отростков на каждой полуклетке. Между родами *Onychonema* и *Sphaerozosma* никаких структурно важных отличий нельзя установить. Единственное отличие можно усмотреть только в том, что у *Onychonema* железкоподобные отростки на верхушках полуклеток более длинные, чем у *Sphaerozosma*. О большом сходстве между родами *Sphaerozosma* и *Onychonema* упоминается в монографии Вест и Картер (West W. и др., 1923). Указанные авторы подчеркивали, что отличие между этими двумя родами состоит только в величине и расположении верхушечных отростков. Однако после смерти Вестов, Картер, которая редактировала 5-й том их сводки, не решилась объединить эти роды в один. Факт большого сходства между родами *Sphaerozosma* и *Onychonema* отметил также Тейлинг (Teilling, 1957). Он предложил ликвидировать род

Onychonema, а его виды перенести в род *Sphaerozosma*. Это предложение Тейлинга поддержал и развил Буррелли (1964). В 1964 г. он установил новый род *Teilingia*, в который объединил все виды *Sphaerozosma*, несущие на верхушках полуклеток по 4 гранулы. Виды же, несущие на верхушках полуклеток два диагонально расположенных железкоподобных отростка, Буррелли объединил в род *Sphaerozosma*, куда включил и виды рода *Onychonema*. Таким образом, основной отличительной чертой рода *Teilingia* Bourr. является наличие четырех гранул на верхушках полуклеток. Все другие черты организации (форма клеток и полуклеток, соединение клеток в нити, слизистая обвертка, скручивание нитей, глубокая перетяжка и т. д.) являются сходными у обоих родов. Типовым видом рода *Teilingia* Буррелли избрал вид *Sphaerozosma excavatum* Ralfs, переименовав его соответственно в *Teilingia excavata* (Ralfs) Bourr. К новому роду Буррелли отнес *Teilingia excavata* (Ralfs) Bourr., *T. bengalensis* (Turn.) Bourr., *T. exigua* (Turn.) Bourr., *T. indica* (Turn.) Bourr., *T. quadrispinata* (Scott et Grönbl.) Bourr., *T. granulata* (Roy et Biss.) Bourr., *T. wallichii* (Jacobs.) Bourr., *T. spinulosa* (Delp.) Bourr. Судя по приведенному списку, Буррелли учел почти все, что было известно в литературе, и его новый род можно было принять без всякого сомнения. Однако сомнения все же возникли в результате изучения литературы по десмидиевым водорослям. В том же 1964 году, когда Буррелли опубликовал свою работу о новом роде, вышло исследование Скуи (Skuja, 1964), в котором, кроме других, была описана новая разновидность *Sphaerozosma excavatum* Ralfs var. *commiscuum* Skuja, найденная в альпийских болотах Швеции. Среди характерных особенностей этой разновидности автор отмечает наличие на вогнутой верхушке полуклеток двух коротких диагонально расположенных отростков и широко открытый, выемчатый и округленный на верхушке синус. По мнению Скуи, эта разновидность очень напоминает *Spondylosium secedens* (De Bary) Arch.; однако при более близком исследовании автор пришел к убеждению, что найденная им водоросль относится к роду *Sphaerozosma* и даже к кругу родственных форм *Sphaerozosma excavatum*. Несомненно, что именно наличие отростков на верхушке полуклеток заставило исследователя отнести найденную им водоросль к роду *Sphaerozosma*, а не к роду *Spondylosium*. Однако Скуя совершенно не придал значения тому факту, что *S. excavatum* несет на верхушках полуклеток не 2 диагональных отростка, а 4 гранулы.

Возник вопрос, куда же отнести описанную Скуей новую разновидность? Автор причислил ее к *S. excavatum*, однако этот вид Буррелли избрал типовым видом для рода *Teilingia*, родовым признаком которого является наличие четырех гранул на верхушках полуклеток. Новая же разновидность Скуи характеризуется наличием двух отростков на верхушке полуклеток и должна быть причислена в связи с новым делением к роду *Sphaerozosma*. Следует ли считать наличие четырех гранул, так же как и наличие двух отростков на верхушках полуклеток нитчатых десмидиевых, постоянным важным признаком, который может расцениваться в качестве родового признака? Прежде всего следует отметить, что железкоподобные отростки у некоторых экземпляров *Sphaerozosma* бывают очень нежными и слабо заметными. Обычно ножку отростка увидеть значительно труднее, чем головку, которая часто кажется исследователю просто крупной гранулой. Однако на концах нити, где имеются свободные концы клеток, или при рассматривании одной клетки спереди и сверху отростки видны очень хорошо. Кроме того, ни литературные данные, ни собственные наблюдения автора данной статьи, не дают повода утверждать, что количество гранул или отростков у одних и тех же видов может существенно изменяться. По-видимому, количество отростков и гранул на верхушках полуклеток довольно постоянно и должно играть важную роль в определении рода нитчатых десмидиевых. Пренебрежение или невнимательное исследование водоросли в отношении наличия или отсутствия скульптурных украшений на верхушках полуклеток может привести к грубым ошибкам в определении рода. Уже упоминаемый здесь

род *Spondylosium*, описанный Бребиссоном в 1844 г. (цит. по: Bourrelly, 1964), также характеризуется сжатыми, глубоко перетянутыми клетками, соединенными верхушками в длинные нити. Род *Spondylosium* Bréb. очень близок к родам *Sphaerozosma* и *Onychonema*, за исключением одного отличительного признака — отсутствия верхушечных украшений, которые характеризуют оба последних рода.

Таким образом, отсутствие или наличие верхушечных отростков или гранул представляет собой достаточно сильное отличие, позволяющее при внимательном исследовании безошибочно отделять род *Spondylosium* от двух родственных ему родов. Тем не менее в литературе, посвященной десмидиевым водорослям, наблюдается большая путаница в определении видов, принадлежащих к этим трем родам. Достаточно взглянуть на списки видов, описанных и указанных для всех трех родов до 1900 года и опубликованные Нордстедтом (Nordstedt, 1908). Как видно из этих списков, ряд видов был отнесен то к одному, то к другому из трех названных родов (например, *Sphaerozosma filiformis*=*Onychonema filiforme*, *Sphaerozosma depressum*=*Spondylosium depressum*, *Sphaerozosma pygmaeum*=*Spondylosium pygmaeum*, *Sphaerozosma papillosum*— =*Spondylosium papillosum*, *Sphaerozosma secedens*=*Spondylosium secedens*, *Sphaerozosma pulchellum*=*Spondylosium pulchellum* и т. д.). Не меньшую пестроту представляют и указания о нахождении видов *Sphaerozosma* на территории СССР. Согласно сводному указателю водорослей М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной (1971), для территории СССР отмечено 24 видовых и внутривидовых таксона рода *Sphaerozosma*. После сведения синонимики оказалось, что на территории СССР известно всего 12 видовых и внутривидовых таксонов — 7 видов и 5 разновидностей рода *Sphaerozosma* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Виды рода *Sphaerozosma* Corda, указанные для территории СССР

Литературные данные по сводному указателю водорослей (Голлербах, Красавина, 1971)	Наши данные
Sphaerozosma archeri Gutw.	=*Sphaerozosma aubertianum* var. *archeri* (Gutw.) W. et G. S. West
S. aubertianum West	=*S. aubertianum* West
S. excavatum Ralfs	=*S. excavatum* Ralfs
S. excavatum var. *novae-semliae* Wille	=*Tetraedron* sp.?
S. excavatum var. *spinulosum* Hansg.	=*Sphaerozosma excavatum* var. *spinulosum* Hansg.
S. bambusinoides Heimerl	=*Spondylosium tetragonum* West
S. exiguum Turn.	=*Sphaerozosma exigua* Turn.
S. filiforme Ralfs	=*Onychonema filiforme* (Ehr.) Roy et Biss.
S. granulatum Roy et Biss.	=*Sphaerozosma granulatum* Roy et Biss.
S. pulchellum Arch.	=*Spondylosium pulchella* Arch.
S. pulchellum var. *austriacum* Lütkem.	=*S. pulchellum* Arch.
S. pulchellum var. *bambusinoides* Gutw.	=*S. pulchellum* Arch.
S. pulchrum Wolle	=*S. pulchrum* (Bréb.) Arch.
S. pulchrum var. *planum* Wolle	=*S. planum* (Wolle) W. et G. S. West
S. secedens De Bary	=*S. secedens* (De Bary) Arch.
S. secedens var. *pulchellum* Hansg.	=*S. pulchellum* Arch.
S. serratum Bail.	=*Onychonema serratum* Hansg.
S. spinulosum Delp.	=*Sphaerozosma spinulosum* Delp.
S. vertebratum (Bréb.) Ralfs	=*S. vertebratum* (Bréb.) Ralfs
S. vertebratum var. *latius* W. et G. S. West	=*S. vertebratum* var. *latius* W. et G. S. West
S. vertebratum var. *punctatum* W. et G. S. West *	=*S. vertebratum* var. *punctulatum* W. et G. S. West
S. wallichii Jacobs.	=*S. wallichii* Jacobs.
S. wallichii var. *anglicum* W. et G. S. West	=*S. wallichii* var. *anglicum* W. et G. S. West
S. wallichii var. *angulatum* W. et G. S. West *	=*S. wallichii* var. *anglicum* W. et G. S. West

* Ошибки в написании названия (*punctatum*, а нужно *punctulatum* и т. д.), допущенные авторами некоторых статей.

Все изложенное выше свидетельствует о том, что исследователи десмидиевых водорослей не придерживаются одинаковых взглядов на значимость признака наличия или отсутствия отростков или гранул на верхушках полуклеток. Чтобы установить, насколько важны эти признаки, а также насколько правы были Буррелли и те исследователи, которые предлагали таксономические преобразования рода *Sphaerozosma*, мы сочли необходимым дать объективную оценку признаков и установить меру сходства между видами этого рода методом таксономического анализа Е. С. Смирнова. С этой целью был проведен таксономический анализ 7 видов рода *Sphaerozosma* без выделения его видов в род *Teilingia* и двух видов рода *Onychonema* (*O. filiforme* и *O. laeve*). Анализ проводился по 6 свойствам и 9 бимодальным признакам.[1] Названия видов, а также свойств и признаков исследуемого рода приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Виды рода *Sphaerozosma*, использованные для таксономического анализа, их свойства и признаки

Виды	Свойства, признаки и их шифры	
	Форма полуклетки	**Украшение боков**
1 *S. excavatum*	A — эллиптическая	E — есть гранулы
2 *S. granulatum*	a — четырехугольная	e — нет гранул
3 *S. quadrispinatum*		F — есть шипы
4 *S. wallichii*	**Строение синуса**	f — нет шипов
5 *S. spinulosum*	B — выемчатый	
6 *S. vertebratum*	b — линейный	**Верхушка полуклетки**
	C — открытый	G — есть отростки
7 *S. aubertianum*	c — закрытый	g — нет отростков
8 *S. filiforme*		H — есть гранулы
9 *S. laeve*	**Перешеек**	h — нет гранул
	D — умеренно широкий	
	d — узкий	**Оболочка**
		I — гранулированная
		i — гладкая

С целью облегчения таксономического анализа названия видов и их признаков были зашифрованы цифрами и буквами латинского алфавита. В ходе таксономического анализа исследуемых видов было получено эквимодальное распределение[2] их признаков и вычислены таксономические веса совпадающих признаков, представленные на табл. 3. На основании данных табл. 3 были вычислены таксономические отношения исследуемых видов. Таксономические отношения двух видов вычислены по формуле[3]

$$t_{xy} = \frac{1}{n} \sum W_i,$$

где n — число признаков, а W_i — веса совпадений и несовпадений признаков.

---

[1] Бимодальные признаки — это двувариантные признаки какого-либо свойства исследуемых видов. В нашем примере форма полуклеток была эллиптической или четырехугольной, синус — выемчатым или линейным и т. д. (см. табл. 2).

[2] Модальности — это видовые признаки исследуемых видов. Эквимодальное распределение — равное по числу признаков распределение.

[3] Формула читается так: таксономическое отношение t вида x к виду y равно единице, деленной на число признаков n и умноженное на сумму весов совпадений и несовпадений признаков ($\sum W_i$).

ТАБЛИЦА 3

Таксономический анализ видов рода *Sphaerozosma* Corda по методу Е. С. Смирнова (1969)

	Виды									Типы распределения	Веса	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		W_{AA}	W_{aa}
Признаки	A	A	a	a	A	A	A	A	A	7A+2a	0.286	3.500
	B	B	B	B	B	b	b	b	b	5B+4b	0.800	1.250
	C	C	C	C	C	C	C	c	c	7C+2c	0.286	3.500
	D	D	D	D	D	D	d	d	d	6D+3d	0.500	2.000
	e	E	e	E	e	e	E	e	e	3E+6e	2.000	0.500
	f	f	F	f	F	f	f	f	F	3F+6f	2.000	0.500
	g	g	g	g	g	G	G	G	G	4G+5g	1.250	0.800
	H	H	H	H	H	h	h	h	h	5H+4h	0.800	1.250
	i	I	i	I	i	I	I	i	i	4I+5i	1.250	0.800

Приведем пример вычисления таксономического отношения видов *Sphaerozosma excavatum* (в табл. 2 под № 1) и *S. granulatum* (в табл. 2 под № 2). Сравниваем признаки этих видов (см. в табл. 2 и 3 шифры этих признаков).

Вид 1 A B C D e f g H i
Вид 2 A B C D E f g H I

Сравнение показало совпадение этих видов по положительным признакам A, B, C, D, H, совпадение по отрицательным признакам f и g и несовпадение по признакам E и I. Средние веса совпадений по положительным (W_{AA}) и отрицательным признакам (W_{aa}) даны в табл. 3. Веса несовпадений признаков всегда исчисляются отрицательной единицей (Смирнов, 1969). Веса совпадений признаков вычислены по формулам $W_{AA} = \frac{a}{A}$ и $W_{aa} = \frac{A}{a}$. В нашем примере совпадение по признаку A $W_{AA} = \frac{2}{7} = 0.286$; по признаку B $W_{BB} = \frac{4}{5} = 0.800$ и т. д. (см. табл. 3). Используя приведенную выше формулу для вычисления таксономических отношений двух видов, найдем: $t_{1 \cdot 2} = \frac{1}{9} \cdot (0.\ 286 + 0.\ 800 + 0.\ 286 + 0.\ 500 - 1 + 0.\ 500 + 0.\ 800 + 0.\ 800 - 1) = +0.\ 219$.

Полученный коэффициент со знаком + говорит о значительном сходстве этих двух видов.

В результате расчета таксономических показателей при сравнении всех девяти видов друг с другом получена следующая матрица, представленная на табл. 4.

Полученная цифровая информация о роде *Sphaerozosma* (табл. 4) показывает, что исследуемые виды разбиваются на 2 отчетливые группы. Одна группа видов, а именно 1, 2, 3, 4 и 5, числовые коэффициенты отношений которых занимают на матрице верхнюю левую часть, обнаруживают между собой значительный перевес сходства над различием, что выражается в числовых коэффициентах со знаком плюс. Другая группа видов — 6, 7, 8 и 9, также обнаруживает между собой значительное сходство, что также выражается в числовых коэффициентах со знаком плюс, которые находятся в нижнем правом углу матрицы. Вместе с тем представленная цифровая информация указывает на значительный перевес различия над сходством между этими группами видов, что представлено отрицательными цифровыми коэффициентами в правом верхнем и нижнем левом углах матрицы.

Чтобы привести рассматриваемые признаки рода *Sphaerozosma* в одну упорядоченную систему, мы использовали алгоритм «максимального корреляционного пути» (Выханду, 1964). Применение этого алгоритма дало возможность построить 2 схемы таксономических связей исследуе-

ТАБЛИЦА 4

Результаты таксономического анализа исследуемых видов рода *Sphaerozosma* Corda *

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	**+0.585**	+0.219	- 0.276	+0.076	—0.419	—0.214	—0.547	—0.324	—0.490
2	+0.219	**+0.802**	—0.090	+0.659	+0.052	—0.131	+0.036	—0.690	—0.857
3	+0.276	—0.090	**+0.109**	+0.409	+0.609	—0.524	—0.857	—0.633	—0.300
4	+0.076	—0.659	+0.409	**+1.159**	—0.090	—0.274	—0.107	—0.833	—1.000
5	+0.419	+0.052	+0.609	—0.090	**+0.752**	—0.381	—0.714	—0.490	—0.157
6	—0.214	—0.131	—0.524	—0.274	—0.381	**+0.786**	+0.452	+0.226	- 0.059
7	—0.547	+0.036	—0.857	—0.107	—0.714	+0.452	**+1.119**	+0.393	+0.226
8	—0.324	—0.690	—0.633	—0.833	—0.490	+0.226	+0.393	**+1.259**	+1.093
9	—0.490	—0.857	—0.300	—1.000	—0.157	+0.059	+0.226	+1.093	**+1.426**
Σ	0	0	—0.001	—0.001	0	—0.001	—0.001	+0.001	0

* В прямоугольных квадратах выделены числовые коэффициенты отношений каждого вида к самому себе ($t_{1 \cdot 1}$; $t_{2 \cdot 2}$ и т. д.).

мых видов, изображенных на рис. 1. Как показывает рисунок, исследуемый род *Sphaerozosma* разбивается на 2 группы видов. Первая, куда входят виды 1, 2, 3, 4 и 5, объединяет как раз те виды, которые Буррелли

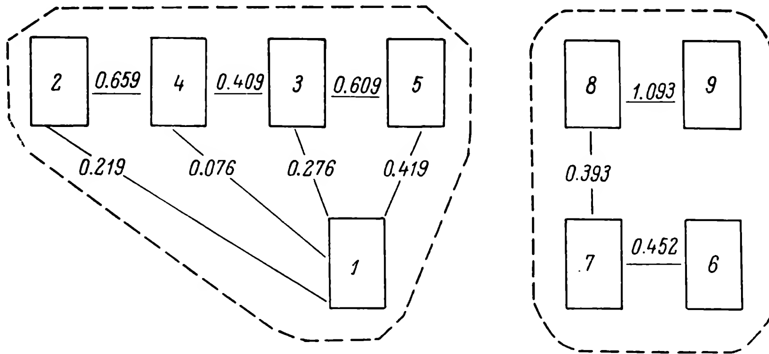


Рис. 1. Схемы таксономических связей рода *Sphaerozosma* Corda по данным таксономического анализа.

1—5 — представители рода, выделенные Буррелли в род *Teilingia*; *6—9* — представители рода, выделенные в род *Sphaerozosma*; *дробные числа* — таксономические отношения видов.

выделил в самостоятельный род *Teilingia*. Сюда вошли *T. excavata*, *T. granulata*, *T. quadrispinata*, *T. wallichii* и *T. spinulosa* (рис. 2). В этой группе первый вид *T. excavata* проявляет более или менее сильные связи со всеми остальными видами рода. Наибольшее сходство проявляют между собой виды 2 и 4, а также 3 и 5. Между видами 4 и 5, а также между видами 2 и 3 отмечается очень слабый перевес различия над сходством, однако вид 4 имеет довольно сильное сходство с видом 3. Таким образом, все 5 исследуемых видов представляют собой хорошо очерченную взаимо-

связанную группу. Основным отличительным признаком этой группы является наличие четырех гранул на верхушке полуклеток.

Вторая группа, куда вошли виды 6, 7, 8 и 9, несущие на верхушке полуклеток по 2 отростка (рис. 3), показывает на тесную связь между видами *Sphaerozosma* и *Onychonema*. Таким образом, Бурелли был прав и во втором случае, когда он отнес виды рода *Onychonema* к роду *Sphaerozosma*.

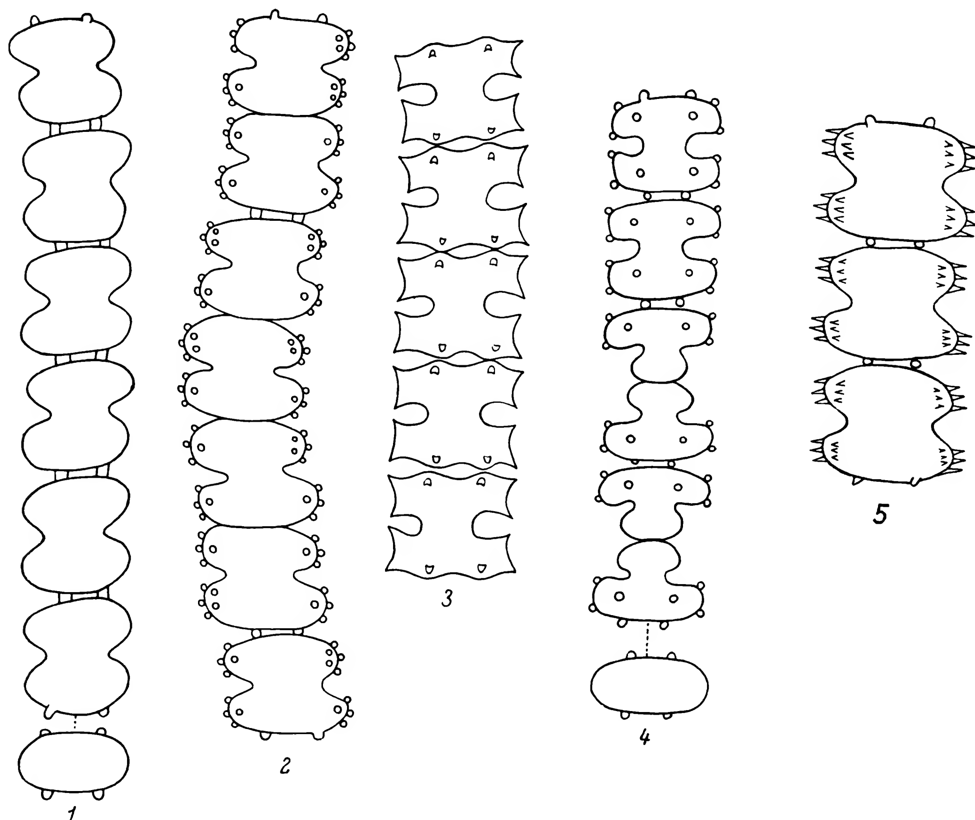


Рис. 2. Виды рода *Teilingia* Bourrelly.

1 — *T. excavata* (Ralfs) Bourr. (W. a. G. S. West, Carter, 1923); *2* — *T. granulata* (Roy et Biss.) Bourr. (W. a. G. S. West, Carter, 1923); *3* — *T. quadrispinata* (Scott et Grönbl.) Bourr. (Scott, Grönblad, 1957); *4* — *T. wallichii* (Jacobs). Bourr.; *5* — *T. spinulosa* (Delp.) Bourr. (Delponte, 1876—1878).

Таксономический анализ по методу Е. С. Смирнова позволяет также установить таксономическое отношение вида «к самому себе». Это дает возможность установить степень оригинальности вида в пределах рода, что выражается наибольшим числовым коэффициентом. Исходя из этого наиболее оригинальным видом среди рода *Teilingia* надо признать вид *T. wallichii* (Jacobs.) Bourr. Среди исследованной группы видов рода *Sphaerozosma* наиболее оригинальным видом оказался *Sphaerozosma laeve* (Nordst). Thom.

Между двумя выделенными группами видов существует очень слабая связь, которая проявляется в незначительном перевесе сходства над различием между видом 2 из первой группы видов и видом 7 из второй группы, т. е. между видами *Teilingia granulata* (Roy et Biss.) Bourr. и *Sphaerozosma aubertianum* West (числовой коэффициент на матрице 0.036, табл. 4); это указывает на родственные связи между этими двумя родами.

Остается решить вопрос о новой разновидности, описанной Скуей для болот альпийского пояса гор в Швеции. На основании проведенных исследований эту разновидность следует отнести к роду *Sphaerozosma*, представив в качестве нового вида *S. commiscuum* (Skuja) Pal.-Mordv.

comb. nov., так как она имеет признак, характерный для рода *Sphaerozosma* и отличается по ряду признаков от других видов этого рода. Отличительными особенностями этого вида являются сравнительно глубоко

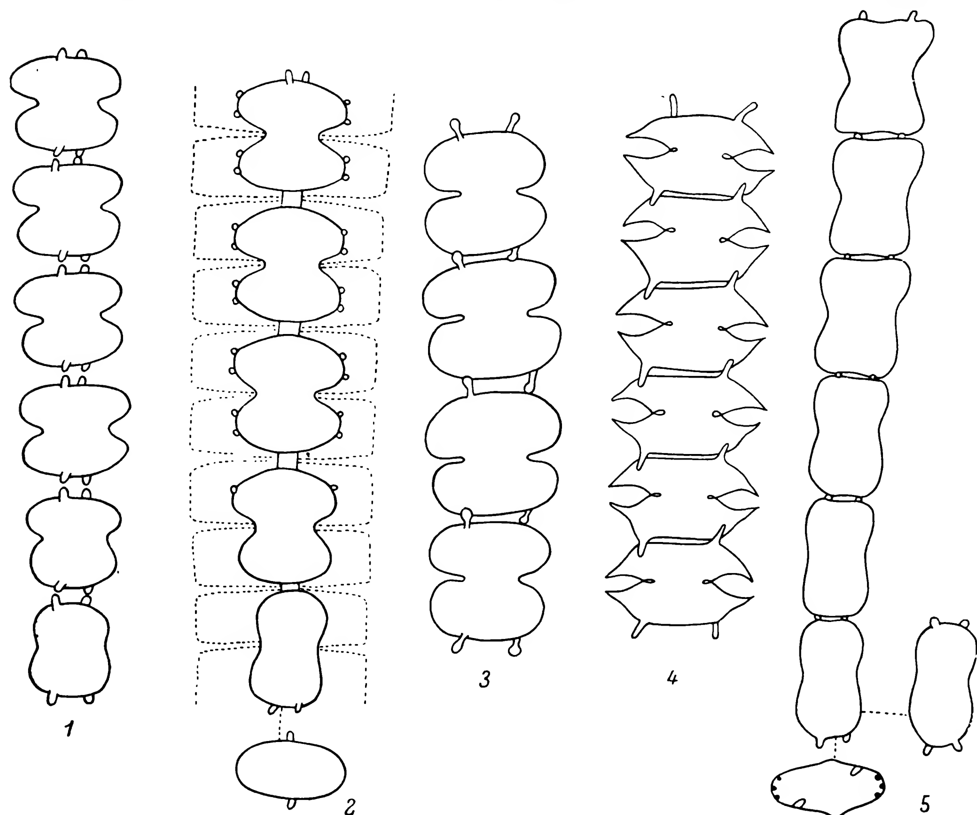


Рис. 3. Виды рода *Sphaerozosma* Corda.

1 — *S. vertebratum* (Bréb.) Ralfs (Ralfs, 1848); 2 — *S. aubertianum* West (W. a. G. S. West a. Carter, 1923); 3 — *S. filiforme* (Ehr.) Bourr. (ориг. рис.); 4 — *S. laeve* (Nordst.) Thom. (ориг. рис.); 5 — *S. commiscum* (Skuja) Pal.-Mordv. comb. nov. (Skuja, 1964).

и широко перетянутые клетки с вытянутым перешейком, округленными боковыми сторонами и вогнутой верхушкой, снабженной двумя диагональными отростками (рис. 3, *5*).

ЛИТЕРАТУРА

Выханду Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В сб.: Применение математических методов в биологии, 3. Л. — Голлербах М. М., Л. К. Красавина. (1971). Водоросли. Сводный указатель к отечественной библиографии по водорослям за 1937—1960 гг. — Смирнов Е. С (1969). Таксономический анализ. — Bourrelly P. (1964). Une nouvelle coupure générique dans la famille des Desmidieés: le genre *Teilingia*. Rev. Algol., VII, 2. — Corda A. I. (1835). Observation sur les animalcules microscopiques qu'on trouve auprés des eaux thermales de Carlsbad. Alm. Carlsb. 5 Année. — Delponte I. B. (1876—1878). Specimen Desmidiarum subalpinarum. Estr. dalle Memorie della Reale Accadem. della Scienze de Torino, Ser. II, XXVIII. — Nordstedt C. (1908). Index Desmidiacearum. — Ralfs J. (1848). The British *Desmideae*. — Skuja H. (1964). Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjelgegenden um Abisco in Schwedisch-Lappland. Nova Acta Reg. Sci. Upps., IV, 18. — Scott A. M. R. Grönblad. (1957). New and interesting Desmids from the southeaster United States. Acta Soc. Sci. Fenn, nov. ser., B. II, 8. — Teiling E. (1957). Morphological investigations of assymetry in desmids. Bot. Nat., 110. — Wallich G. C. (1860). Description of *Desmidiaceae* from Lower Bengal. Ann. Magazine Natur. History, ser. 3, 5. — West W., G. S. West, N. Carter. (1923). A Monograph of the British *Desmidiaceae*, 5.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук УССР,
Киев.

Получено 4 X 1973.

УДК 582.948.2 : 581.9 (47+57)

С. С. Харкевич

AMSINCKIA LEHM. — НОВЫЙ РОД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР (СЕМ. *BORAGINACEAE*)

S. S. KHARKEVICH. *AMSINCKIA* LEHM. (FAMILY *BORAGINACEAE*) — A NEW GENUS FOR THE FLORA OF THE U. S. S. R.

Впервые для флоры СССР приводится род *Amsinckia* Lehm., представленный занесенным однолетним видом *A. menziesii* (Lehm.) A. Nelson et Macbrige. Выявлен в двух очагах на вторичных местообитаниях в поселке городского типа Охотске Хабаровского края. 12 VIII растение находилось в фазе полного цветения — начала созревания плодов. Высказано предположение, что вид занесен в последние годы из Сев. Америки и может представить опасность в качестве сорного растения.

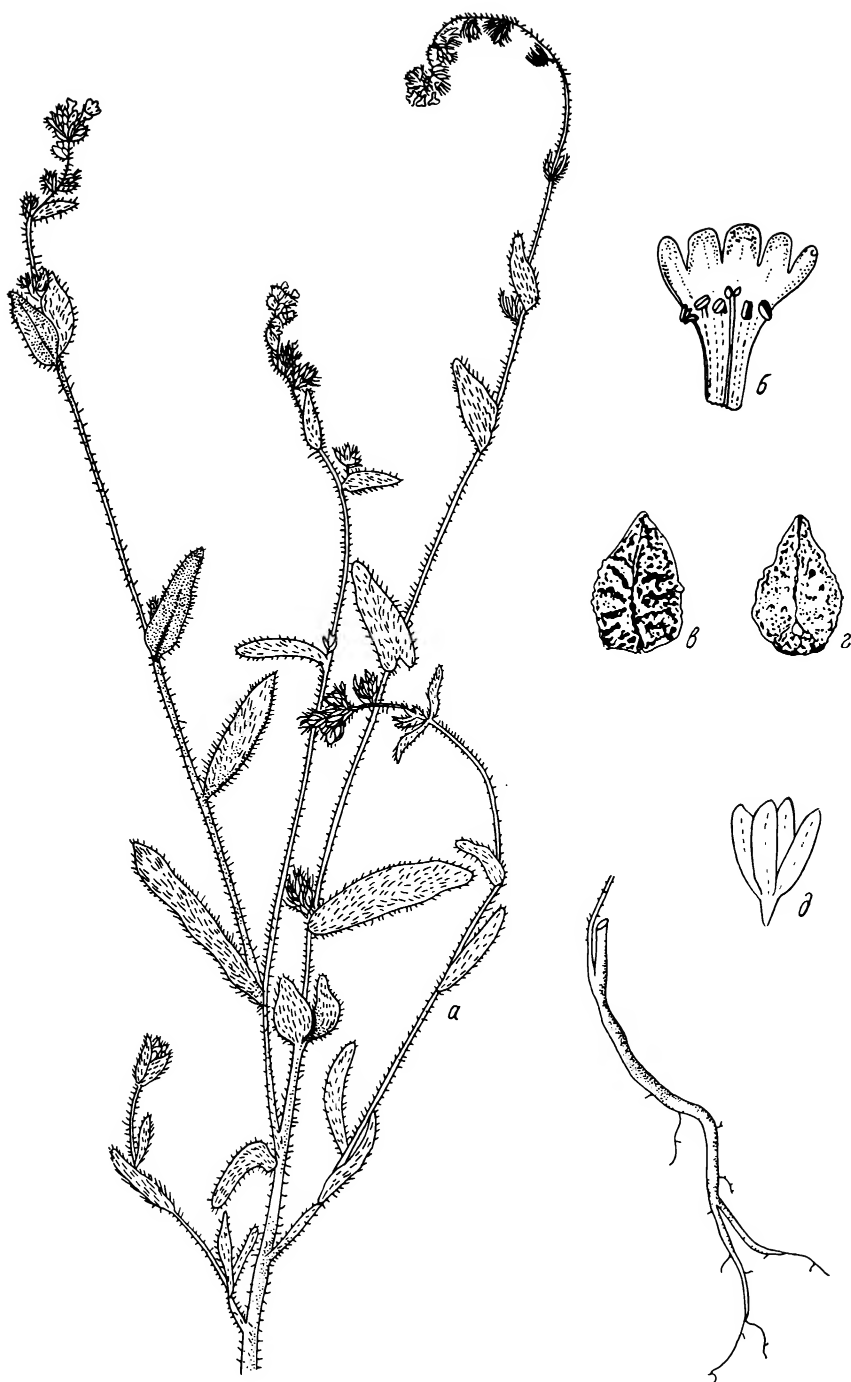
Во время флористических исследований, проведенных совместно с Т. Г. Буч в Охотском и Аяно-Майском районах Хабаровского края в августе—сентябре 1973 г., в поселке городского типа Охотске нам встретилось не указанное В. Н. Ворошиловым (1966) для советского Дальнего Востока растение, относящееся к сем. *Boraginaceae*. Собрали мы его дважды: невдалеке от переправы через р. Кухтуй, на пустыре с галечниковым субстратом, и в усадьбе колхоза, у наливной водоразборной колонки, на участке, заваленном шлаком. В обоих местонахождениях им была покрыта площадь около 3—4 м². 12 VIII наблюдалось полное цветение — начало созревания плодов.

В процессе камеральной обработки гербария род собранного растения — *Amsinckia* Lehm. — сравнительно легко удалось установить по сводке Хультена (Hultén, 1968). На Аляске встречаются в качестве занесенных виды *A. menziesii* (Lehm.) A. Nelson et Macbridge и *A. lycopsoides* (Lehm.) Lehm. Первый вид в своем распространении на Аляске идет значительно дальше на северо-запад и ближе подходит к границам нашей страны. В правильности определения мы позже окончательно убедились по характерной для видов этого рода двураздельности семядолей. В доступной литературе нам не удалось найти указаний на произрастание видов этого рода в СССР.

По Энглеру (Engler, 1964), род *Amsinckia* относится к трибе *Eritrichieae* и содержит 20 видов, распространенных в тихоокеанских районах Сев. Америки и в Южн. Америке, вплоть до Патагонии. Виллис (Willis, 1966) указывает для рода 50 видов, распространенных на западе Сев. Америки и в умеренных районах Южн. Америки. Род назван в честь бургомистра Гамбурга, покровителя городского ботанического сада Вильгельма Амзинка, жившего в первой половине XIX века (Hegi, 1926).

Чэйтер (Chater, 1972) указывает для Сев. и Зап. Европы в качестве довольно часто встречающихся занесенных растений виды *A. lycopsoides*, *A. calycina* (Moris) Chater и реже встречающихся *A. douglasiana* A. D. C., *A. intermedia* Fisch. et C. A. Mey. и *A. menziesii*. Он отмечает, что видовая принадлежность европейских образцов в некоторых случаях вызывает сомнение.

Этот род не полностью представлен в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде. В связи с отсутствием необходимого материала для сравнения пока не представляется возможным окончательно установить видовую принадлежность собранного материала. Так, Р. В. Камелин склонен отнести растение к виду *A. intermedia*, родиной которого является Калифорния, а В. Н. Ворошилов считает, что оно ближе к *A. menziesii*. Согласно Хеги (Hegi, 1926), орешки у первого вида 1—1.25 мм длины, сильно щетинистые и едва морщинистые, а у второго — более 2 мм длины, слабощетинистые и более или менее морщинистые. Мы относим собранное растение к *A. menziesii*, так как оно обладает указанными Хеги признаками, свойственными этому виду. Хультен предполагает, что родиной этого вида является се-



Amsinckia menziesii (Lehm.) A. Nelson et Macbridge.

а — общий вид; *б* — венчик, тычинки и столбик; *в* — орешек со спинной стороны; *г* — орешек с брюшной стороны; *д* — зародыш с двураздельными семядолями.

веро-западное побережье Сев. Америки. Вид назван по имени Арчибальда Мензиза (1754—1842) — английского врача и натуралиста.

В связи с тем, что род не освещен в отечественной ботанической литературе, приведем описание собранного вида.

Однолетник. Стебель до 60 см дл., простой или слабоветвистый, рассеяно-щетинистый, слегка полегающий; листья до 8 см дл., 1.5 см шир., линейные, продолговатые или яйцевидные, рассеянно-щетинистые, равномерно расположенные по стеблю; цветки в длинных редких конечных завитках, почти сидячие, без прицветников (редко в нижней части имеются прицветники); чашечка рассечена почти до основания, несколько разрастающаяся, иногда со срастающимися долями; венчик около 6 мм дл., светло-желтый, с цилиндрической едва выступающей трубкой и слабоколокольчатым, до 7 мм в поперечнике отгибом, с открытым гладким зевом; тычинки из трубки не выдаются, размещены в верхней ее части; столбик не выдается, с головчатым рыльцем; орешки 2.5 мм дл., яйцевидно-треугольные, остроконечные, слабо поперечноморщинистые, мелкощетинистые, на спинке без гребня.

Интересно отметить, что, судя по хранящимся в БИНе образцам, собранным в культуре, некоторые виды в XIX в. на протяжении ряда лет выращивались на территории Петербургского ботанического сада, но тем не менее случаи дичания не отмечены.

A. menziesii занесена в Охотск, по-видимому, в последние годы в связи с возрастающим объемом морских перевозок. Охотск посещался многими ботаниками, и трудно допустить, чтобы растение могло остаться незамеченным. Надо полагать, что амзинкия занесена непосредственно из Сев. Америки, а не из Сев. или Зап. Европы, где сложился ее вторичный ареал. По своему экологическому облику амзинкия несколько напоминает отсутствующий на советском Дальнем Востоке вид *Asperugo procumbens* L. 12 VIII в нижней части завитков амзинкии были зрелые орешки и она, по-видимому, способна к семенному размножению в условиях Охотска. В связи с тем, что амзинкия может представить опасность в качестве сорного растения, следует продолжить наблюдения, ограничить ее распространение, а выявленный очаг, возможно, ликвидировать.

Гербарные образцы хранятся во Владивостоке (БПИ ДВНЦ АН СССР), в Ленинграде (БИН АН СССР) и Москве (ГБС АН СССР).

Выражаем благодарность В. Н. Ворошилову и Р. В. Камелину за просмотр гербарного материала и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Chater A. O. (1972). Род *Amsinckia* Lehm. Flora Europaea, 3. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. — Hegi G. (1926). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 3. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — Willis I. C. (1966). A Dictionary of the flowering plants and ferns.

С. С. Харкевич.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 24 VI 1974.

УДК 005 : 674.032.475.4 (571.65/.66)

Е. Г. Бобров

ЧТО ТАКОЕ *PINUS FUNEBRIS* KOM.

E. G. BOBROV. WHAT IS *PINUS FUNEBRIS* KOM.

Автор приводит доказательства, что *Pinus funebris* Kom. является одной из гибридных форм, возникших в процессе интрогрессивной гибридизации *P. densiflora* Sieb. et Zucc. и *P. sylvestris* L. Факт интрогрессивной гибридизации на Дальнем Востоке в роде *Pinus* сопоставляется с аналогичными данными о нескольких видах *Picea* и нескольких видах *Larix*. Высказывается предположение, что интрогрессивная гибридизация на Дальнем Востоке распространена особенно широко. Явление это вызвано здесь изменениями физико-географических условий в связи с глубоким опусканием в океан восточной окраины континента в четвертичное время.

Погребальная сосна — *Pinus funebris* Kom., распространенная на крайнем юге советского Дальнего Востока, до последнего времени не привлекала особого внимания исследователей, может быть просто потому, что она в настоящее время не играет существенной роли в сложении растительного покрова этого региона. Несомненно, однако, что уменьшение численности этой сосны связано с ее истреблением человеком и что в недавнем прошлом она была расселена здесь широко. Нет сомнения и в том, что в ближайшем будущем в связи с необходимостью проведения лесокультурных работ, этой сосной будут заняты здесь немалые площади скалистых и щебнистых низкогорий.

В связи со сказанным, проведенное В. М. Урусовым (1974), сотрудником Ботанического сада Дальневосточного научного центра СО АН СССР во Владивостоке, изучение погребальной сосны было очень своевременным.

Исследование Урусовым изменчивости генеративных органов этой сосны, распространенной в крайней юго-западной части Приморского края, показало, что ее популяции слагаются в 6 морфологических комплексов, соответствующих определенным районам — от приханкайского на севере до хасанско-шкотовского на юге Приморья.

Биометрическому изучению была подвергнута изменчивость нескольких морфологических признаков шишек — величина и окраска семян и крылаток, окраска пыльниковых соцветий. Очень важные данные для систематики были получены при изучении изменчивости формы апофизов спелых шишек.

На севере региона, на оз. Ханка и на хр. Синем, шишки погребальной сосны наиболее близки к шишкам *P. sylvestris*. Более половины изученных особей в этих северных популяциях имеют шишки с выпуклыми апофизами, причем у третьей части всех особей апофизы шишек определенно-бугорчатые. В то же время особи, обладающие шишками с плоскими апофизами, здесь составляют лишь 15% всех деревьев.

Вместе с тем автор указывает на то, что на юге региона, в Шкотовском и Хасанском районах, деревья с грубобугорчатыми апофизами вообще отсутствуют. Обсуждая эти факты, Урусов отмечает, что наибольшие и средние высоты апофизов к северу возрастают, а к югу уменьшаются. Деревьев с плоскими апофизами больше в сосняках на юге Приморского края, особенно в Шкотовском районе, где они составляют 36%.

Урусов обратил внимание на то, что на юге, особенно в бассейне Шуфана, на щитках семенных чешуй имеется четкое горизонтальное ребро. Необходимо отметить, что плоские апофизы шишек с тонким горизонтальным поперечным ребром — очень характерны для японско-корейской сосны *P. densiflora* Sieb. et Zucc. Более того, эти признаки хорошо выражены у китайской *P. tabulaeformis* Carr. и еще у одного-двух китайских видов, составляющих вместе с *P. densiflora* видовой ряд *Sinenses*.

Мне посчастливилось видеть погребальную сосну на крайнем юге Приморского края, на мысе Гамова, во время экскурсий с В. М. Урусо-

вым 12 IX 1972. Мы тогда пришли к выводу, что ее следует определять как *P. densiflora*.

Два указанных признака, конечно, отнюдь не исчерпывают отличий шишек японско-корейской *P. densiflora* от шишек сибирской *P. sylvestris*. Их шишки различаются также по величине и форме, по форме основания, по толщине чешуй и даже по последовательности их раскрывания; все это обстоятельно исследовано Урусовым. Для нас нет никакого сомнения в том, что на крайнем юге Приморья распространена *P. densiflora*, в то время как севернее, в приханкайском районе, сосна чаще представлена формами, очень близкими к *P. sylvestris*.

Что же в таком случае представляет собой *P. funebris* Kom.?

По мнению Урусова, очерченные им комплексы популяций являются экотипами или разновидностями *P. funebris* и выражают популяционную структуру этого вида на юго-западе Приморского края. Как ни странно, Урусов не упоминает здесь о своей более ранней публикации (1973), где мельком было высказано мнение о возможном гибридном происхождении *P. funebris*.

Прежде всего необходимо напомнить здесь мнение об этой сосне В. Л. Комарова, описавшего этот вид и всегда им интересовавшегося. При формальном описании Комаров (1901) сравнивал *P. funebris* прежде всего с *P. sylvestris*, хотя и отметил, что новый вид сосны близок к корейской *P. densiflora*, за которую он ранее его и принимал. Позднее, в работе о типах растительности Южно-Уссурийского края Комаров (1917) отметил, что его новый вид «генетически родствен *P. sylvestris* и его можно рассматривать как климатическую разновидность (расу) последней, придав ей наименование *P. sylvestris* var. *funebris*». При ревизии же сосен для первого тома «Флоры СССР» Комаров (1934) особо подчеркнул, что этот его вид, «несомненно, представляет северную географическую расу *P. densiflora*».

Нельзя не обратить внимания на изменение мнения самого автора вида в оценке его ближайших генетических связей. Это противоречие для нас особенно важно потому, что (как теперь стало ясно) *P. sylvestris* и *P. densiflora* относятся к разным видовым рядам, т. е. к разным генетическим линиям развития: первый вид — к европейским *Sylvestres*, а второй — к японско-китайским *Sinensis*.

На вопрос, что же представляет собой в действительности *P. funebris* Kom., ответ может быть, как мы полагаем, однозначным. Эта одна из гибридных форм *P. sylvestris* и *P. densiflora*, сложившихся в процессе интрогрессивной гибридизации названных видов. Этот вывод вполне согласуется с установленным нами (Бобров, 1972) положением о том, что в интрогрессию вступают отнюдь не самые близкие родственные виды, а напротив, виды, относящиеся к разным видовым рядам или к разным секциям рода.

Распространение таких гибридов и территория, на которой протекает процесс интрогрессивной гибридизации, отнюдь не ограничиваются юго-западной частью Приморского края. Эта территория охватывает прилежащую часть Северо-Восточной провинции Китая (бывш. Маньчжурии) и, может быть, даже самые северные районы Корейской Народной Республики.

Здесь уместно очертить пространственные отношения этих видов.

Ареал *P. densiflora* Sieb. et Zucc. охватывает бóльшую часть Японии, Корейский полуостров, материковую часть Корейской Народной Республики, по-видимому, прилежащие районы Китая, а также южные участки Приморского края в Хасанском районе. Граница ареала *P. sylvestris* L. на его крайнем юго-востоке не вполне ясна. Этот вид по Малому Хингану достигает р. Сунгари, а на крайнем северо-востоке Китая он распространен, по-видимому, лишь в горах Фэйшунгана и в южной части хр. Надан-Хада Алин, к северу от оз. Ханка, близ которого *P. sylvestris* уже испытывает влияние гибридизации *P. densiflora*.

Территория, на которой проявляется интрогрессивная гибридизация *P. sylvestris* и *P. densiflora*, в широтном направлении простирается на 400—500 км и охватывает указанные районы юго-западной части Приморского края, смежные районы Китая, может быть, и крайнего севера Корейской Народной республики.

Что касается номенклатурной стороны дела, то за гибридами указанных видов следует сохранить название, предложенное В. Л. Комаровым, отмечая генезис таких гибридных форм — *P.* × *funebris*.

Интрогрессивная гибридизация сосен в Приморском крае представляет собою факт большого значения, как в научном, так и в практическом отношениях. Особенно важно сопоставление этого факта с открытым нами явлением интрогрессивной гибридизации на Дальнем Востоке в родах *Picea* и *Larix*. У елей интрогрессируют здесь 3 пары видов и у лиственниц тоже 3 пары, причем одна из местных лиственниц представляет собой даже тройной гибрид.

Принимая во внимание сказанное, мы можем заключить, что явление интрогрессивной гибридизации и во флоре Дальнего Востока отнюдь не редкость, а скорее является нормой. Несомненно, что интрогрессия осуществляется здесь не только между названными лесообразующими породами (*Picea*, *Larix*, *Pinus*), доминантами соответствующих формаций, но и между многими другими видами, с этими формациями ценотически ныне связанными. Более того, она проявляется здесь значительно более широко, чем это было показано нами для Байкальской Сибири и для севера Европейской части СССР.

Интрогрессивная гибридизация видов на обширных пространствах территории Дальнего Востока вызвана значительными изменениями физико-географической обстановки, связанными с глубоким опусканием в океан восточной окраины континента в четвертичное время.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1972). Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова. Бот. ж., 57, 8 : 865—879. — Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии. 1. Тр. Петерб. бот. сада, 20. — Комаров В. Л. (1917). Типы растительности Южно-Уссурийского края. — Комаров В. Л. (1934). Флора СССР, 1. — Урусов В. М. (1973). Результаты и перспективы культуры хвойных в Приморье. В сб.: Природа и человек. Владивосток. — Урусов В. М. (1974). Изменчивость генеративных органов *Pinus funebris* Kom. и популяционная структура вида в Приморье. Бот. ж., 59, 8 : 1102—1116.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 IX 1974.

УДК 005 : 582.738

Г. П. Яковлев

ИЗМЕНЕНИЯ В СИСТЕМЕ ПОРЯДКА *FABALES* NAKAI. II

G. P. YAKOVLEV. CHANGES IN THE SYSTEM OF THE ORDER *FABALES* NAKAI. II

В трибе *Acosmieae* восстановлен род *Dicraeopetalum*. В эту же трибу включены роды *Lovanafia* и *Amphimas* и исключены из нее роды *Inocarpus* и *Etaballia*. Род *Ammodendron* явственно тяготеет к трибе *Genisteae* и должен быть исключен из трибы *Sophoreae* s. str., в эту последнюю следует поместить роды *Neoharmsia* и *Sakoanala*.

После публикации сообщения о новой системе родов, включенных в трибу *Sophoreae* Spreng. порядка *Fabales* (Яковлев, 1972), я получил ряд дополнительных материалов, позволяющих внести в эту систему некоторые уточнения. В частности, выяснилось, что следует восстановить

род *Dicraeopetalum* Harms, выделив его из рода *Acosmium*. Оба рода близки между собой, но явственно отличаются рядом особенностей вегетативных и репродуктивных органов (у *Dicraeopetalum* листья собраны на концах укороченных побегов; прилистники, сросшиеся при основании, сохраняющиеся; завязь короткая, короче столбика). При определении ранга этого таксона следует также учесть дизъюнкцию их ареалов (*Acosmium* — исключительно южноамериканский род, тогда как единственный вид рода *Dicraeopetalum* обитает в Сомали и Эфиопии). Восстановленный род должен быть помещен в трибу *Acosmieae* рядом с *Acosmium*.

Пельтье (Peltier, 1972) описал с о. Мадагаскара два вида нового рода *Lovanafia*. Их морфологические особенности (субактиноморфный псевдоцезальпиниоидный венчик, некрупные цветки, нисходяще-черепитчатое почкосложение в бутоне, семя с неясным ариллюсом и плотной спермодермой, согнутый зародыш) указывают на тяготение нового рода к таксонам трибы *Acosmieae*. Виды нового рода очень близки к *Dicraeopetalum stipulare*. Главное отличие состоит в том, что у видов *Lovanafia* прилистники не срастаются друг с другом и листья на удлиненных и на укороченных побегах. Кроме того, для видов *Lovanafia* характерна гетеростемия (разная длина тычинок), несвойственная *Dicraeopetalum*. Последняя особенность, а также некоторые различия в строении гинецея отличают *Lovanafia* от другого близкого рода — *Acosmium*. Все три упомянутые выше рода — *Acosmium*, *Dicraeopetalum* и *Lovanafia* — в системе могут быть поставлены рядом. Очевидно, они произошли от какого-то общего предка, обитавшего на территории Гондваны и в Новом Свете трансформировавшегося в серию форм, объединяемых в *Acosmium*, а в Африке (включая о. Мадагаскар) давшего начало родам *Lovanafia* и *Dicraeopetalum*.

В упомянутой публикации (Яковлев, 1972) высказано предположение, что монотипная триба, основанная на роде *Amphimas* Pierre ex Harms, тяготеет к *Caesalpiniaceae*. Однако анализ пыльцы представителей рода, любезно выполненный Д. Б. Архангельским, не подтвердил подобную точку зрения. Напротив, установлено, что пыльцевые зерна особенностями своей структуры напоминают таковые у представителей *Fabaceae*. Харборн (Harborne, 1971) сообщает, что в *Amphimas pterocarpoides* обнаружены изофлавоны и изофлавоноиды. Эти соединения из всего порядка *Fabales* известны пока только в пределах сем. *Fabaceae*. Кроме того, в семенах и отчасти в плодах видов *Amphimas* найдены бальзамические вещества, весьма обычные у представителей трибы *Acosmieae*.

Перечисленные факты побуждают нас сблизить *Amphimas* с малоспециализированными группами сем. *Fabaceae*. Наиболее вероятно родство *Amphimas* с таксонами трибы *Acosmieae*. Строение цветка и семени видов *Amphimas* не противоречит подобному предположению. В связи с этим я помещаю данный таксон в трибу *Acosmieae*, рядом с родами *Myrocarpus* и *Riedeliella*, с представителями которых виды *Amphimas* наиболее сходны.

Таким образом, в уточненном варианте триба *Acosmieae* Yakovl. (syn. *Leptolobieae* Benth., *Amphimanteae* Pellegr.) включает следующие роды: 1) *Myroxylon* Mutis ex L.; 2) *Myrospermum* Jacq.; 3) *Uribea* Dugand et Romero; 4) *Amburana* Schwacke et Taub.; 5) *Myrocarpus* Allem.; 6) *Riedeliella* Harms; 7) *Amphimas* Pierre ex Harms; 8) *Ateleia* (DC.) Benth.; (?) 9) *Cyathostegia* (Benth.) Schery; 10) *Sweetia* Spreng.; 11) *Acosmium* Schott; 12) *Dicraeopetalum* Harms; 13) *Lovanafia* Peltier; 14) *Xanthocercis* Baill

Из состава трибы исключены роды *Inocarpus* J. R. a. G. Forster и *Etaballia* Benth. Анализ образцов, полученных из Лейдена (L) и Утрехта (U), показал значительное несходство морфологических особенностей представителей упомянутых родов и представителей *Acosmieae*. В частности, обращают на себя внимание вторично упрощенные листья *Etaballia* и *Inocarpus* (прочие роды характеризуются непарно- или парноперистосложными листьями), необычные грушевидные бобы и своеобразные се-

мена, напоминающие таковые у членов трибы *Swartzieae*. Упомяну также о характерном срастании нитей тычинок, необычном для *Acosmieae*.

По-видимому, *Inocarpus* и *Etaballia* родственны *Swartzieae* и должны быть либо помещены в эту трибу, либо выделены в самостоятельный таксон, близкий к последней. Окончательное решение вопроса, однако, невозможно до подробного ознакомления с трибой *Swartzieae*.

Из состава трибы *Sophoreae* s. str. предлагаю исключить род *Ammodendron* Fisch. ex DC. Виды этого таксона характеризуются свободнотычиночным андроцеем, в силу чего род традиционно относили к упомянутой трибе (s. lata s. str.). Однако сравнительный анализ многих его особенностей противоречит этому мнению, тем более что связи между прочими родами *Sophoreae* s. str. прослеживаются очень определенно. Одним из важнейших доказательств отсутствия близкого родства *Ammodendron* с остальными *Sophoreae* служат недавние исследования в области химии алкалоидов. В частности, Мирс и Мабри (Mears, Mabry, 1971) и Турнер (Turner, 1971) отмечают у представителей рода *Ammodendron* отсутствие матриновых (они характерны для всех *Sophoreae* s. str.) и наличие редких дипиперидиловых алкалоидов, высказываются в пользу включения этого рода в трибу *Genisteae*. Я допускаю, что окончательное решение вопроса может быть иным, но согласен с тем, что *Ammodendron* надо исключить из *Sophoreae*.

Благодаря любезности д-ра Видаля мне удалось получить из Парижа (P) ряд материалов, по малоизвестным мадагаскарским родам *Neoharmsia* R. Vig. (1 вид) и *Sakoanala* R. Vig. (2 вида). Анализ показал значительную близость этих таксонов друг к другу, а также к родам *Bolusanthus* Harms, *Platycelyphium* Harms и *Cadia* Forssk. Цветки представителей мадагаскарских родов малоспециализированы, имеют относительно малодифференцированные лепестки венчика, причем у *Neoharmsia madagascariensis* R. Vig. ушко крыльев выражено крайне неясно. По ряду деталей цветка представители этих родов напоминают уникальный род *Cadia*, виды которого имеют правильный венчик. Родство *Cadia*, *Neoharmsia* и *Sakoanala* подтверждается сходством бобов и семян *Cadia purpurea* (Picc.) Ait. и *N. madagascariensis* (вплоть до деталей). Очевидно, мадагаскарские роды являются связующим звеном в эволюционном ряду форм, начинающимся с архаичного рода *Cadia* и завершающимся специализированными типично «мотыльковыми» таксонами. По совокупности морфологических особенностей *Neoharmsia* и *Sakoanala* должны быть помещены в самом начале трибы *Sophoreae* s. str. Совместно с родами *Bolusanthus*, *Platycelyphium*, *Calpurnia* E. Mey и *Virgilia* Poir. они образуют ее самую древнюю филетическую ветвь.

ЛИТЕРАТУРА

Яковлев Г. П. (1972). Дополнения к системе порядка *Fabales* Nakai (*Leguminales* Jones). I. Бот. ж., 57, 6. — Harborne J. (1971). Distribution of flavonoids in the *Leguminosae*. In.: Chemotaxonomy of the *Leguminosae*. — Mears J., T. Mabry. (1971). Alkaloids in the *Leguminosae*. In.: Chemotaxonomy of the *Leguminosae*. — Peltier M. (1972). Les Sophorées de Madagascar. Adansonia, ser. 2, 12, 1. — Turner B. (1971). Implication of the biochemical data. In.: Chemotaxonomy of the *Leguminosae*.

Химико-фармацевтический институт,
Ленинград.

Получено 5 X 1973.

УДК 582.675.1 : 581.9 (47+57)

Й. Понерт

FICARIA GRANDIFLORA ROBERT — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

J. PONERT. *FICARIA GRANDIFLORA* ROBERT — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE U. S. S. R.

Род *Ficaria* в Колхиде (Грузинская ССР) представлен видом *Ficaria grandiflora* Robert, новым для флоры СССР; синонимами его являются *Ranunculus ficaria* L. subsp. *ficariiformis* Rouy et Fouc., *Ficaria adhzarica* M. Pop., *F. adhzarica* Kem.-Nat., *F. popovii* A. Khokhr.

На основе кариологических исследований автором установлено, что этот вид является гексаплоидом. Число хромосом n=24 определено в роде *Ficaria* впервые. В метафазе 2-го деления мейоза хроматиды в хромосоме трудно различимы. При 2-м делении мейоза материнских клеток пыльцы обнаружены нарушения в распределении хромосом. Отмечено возникновение микроядер. Наряду с образованием нормальных тетрад наблюдается формирование полиад — от пентад до октад.

А. А. Дмитриева (1959) и А. А. Колаковский (1961) приводят для Колхиды *Ficaria verna* Huds. Однако в Аджарской АССР мне не удалось встретить этот вид.

Все растения из рода *Ficaria*, обычно здесь встречающегося, отличаются большими цветками и принадлежат к виду *Ficaria grandiflora* Robert, который для территории СССР еще не был указан.

Рассмотрим прежде всего изменчивость некоторых признаков этого вида. Нами проанализировано 300 цветков в течение 1968—1970 гг. Были изучены растения в разных фазах развития из различных местообитаний, произрастающие на территории Батумского ботанического сада.

По нашим данным, количество органов в одном цветке варьирует в следующих пределах: чашелистиков 3—6, тычинок 14—49, пестиков 8—67, нектарников 6—13. Диаметр цветка (максимальный размер во время цветения) колебался от 25 до 57 мм. Некоторые чашелистики иногда располагаются на цветоножке.

У некоторых растений пластинки листьев в центре имеют продолговатое буро-фиолетовое пятно.

Остановимся на признаке, которому в систематике рода *Ficaria* обычно придают большое значение, — отсутствие или наличие клубеньков в пазухах листьев. У естественных популяций на территории Батумского ботанического сада наличие и количество клубеньков в пазухах листьев зависят от фенофазы; в фазе цветения процент особей с клубеньками в популяции меньше, чем в фазе плодоношения; значит, образование клубеньков несколько запаздывает по сравнению с началом цветения. В одной и той же популяции можно одновременно встретить особи без клубеньков и растения с клубеньками. Развитие клубеньков коррелирует с фенофазой, как видно из табл. 1. Процент особей с клубеньками, относящимися к той части популяции, которая находится в фазе цветения первого цветка, ниже, чем в другой части популяции, находящейся в это же время в более продвинутой фазе цветения (с первыми цветками, уже отцветшими).

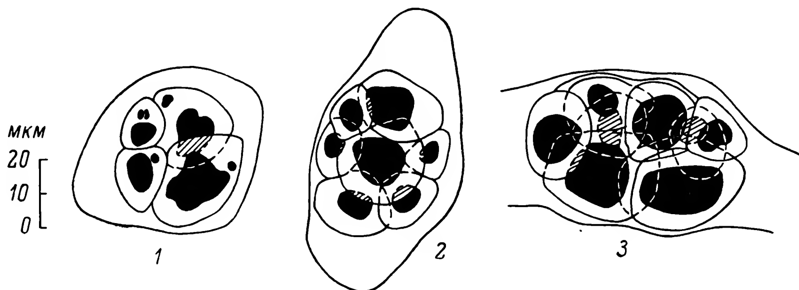
ТАБЛИЦА 1

Образование клубеньков у *Ficaria grandiflora* в пазухах листьев в зависимости от фазы цветения (30 III 1971)

Фазы цветения	Количество растений (в %), у которых клубеньки в пазухах листьев			
	не сформированы	формируются	сформированы	всего
Растения без отцветших цветков	26	57	17	100
Растения с 1—2 отцветшими цветками	24	35	41	100

Следовательно, такой таксономический признак, как наличие клубеньков в пазухах листьев, изменяется в зависимости от фенофазы.

Ranunculus ficaria L. subsp. *ficariiformis* Rouy et Fouc. следует считать синонимом *Ficaria grandiflora*. Тутин (Tutin, 1964) и Дэвис (Davis, 1964), вероятно по ошибке, этому таксону приписывают отсутствие клубеньков в пазухах листьев. Я изучил сборы *F. grandiflora* из Южной Европы в Гербариях Университета им. Карла и Национального музея в Праге (которые, однако, хранятся в г. Пругонице — Чехословакия). Оказалось, что растения этого вида встречаются без клубеньков (H. Ross, Herbarium siculum, № 301: In cultis et sepibus reg. infer. et montanae. Palermo III V 1902; Herbarium K. Vandas: Feuchte Gemüsegarten in Porto grande bei Pola, IV 1901 leg. V. Untchj.· com. Vel.: Istrien Prato grande) и с клубеньками в пазухах листьев (Herb. Inst. Pharm.-Bot. Universitatis Carolinae Praha, № 192; Villeprauche prope Nice).



Ficaria grandiflora Robert, естественная популяция в нижней части северного склона в Кавказском отделе Батумского ботанического сада. 4 III 1971.

1 — тетрада с ядрами различного размера и микроядрами в телофазе 2-го деления мейоза; *2—3* — септада и октада внутри оболочки материнской клетки пыльцы (следствие нарушения хода 2-го деления мейоза).

Весной 1971 г. мной было проведено кариологическое исследование данного вида. Изучена метафаза 2-го деления мейоза в материнских клетках пыльцы. Хромосомы изучали на давленом препарате после окраски ацетоорцеином. Установлено, что гаплоидное число хромосом $n=24$.

Возможно, что *F. grandiflora* является гексаплоидом с $x=8$ и имеет наивысшую степень плоидности в рамках рода *Ficaria* (известные до сих пор числа в пределах рода *Ficaria* — $2n=16$, 24, 32). *F. grandiflora* кариологически исследован нами впервые.

В конце мейоза наряду с образованием нормальных тетрад с обычными ядрами наблюдается также возникновение микроядер (клетки тетрады тогда 2—3-ядерные; из этих ядер одно большое ядро обладает нередко лопастной, а не шаровидной формой, а микроядра обычно эллипсоидные); отмечено образование полиад — от пентад до октад; в последнем случае 4 клетки октады с более крупными ядрами, остальные 4 клетки с мелкими ядрами (см. рисунок). Размеры ядер в октадах клеток составляют от 57 до 145% от размеров обычных ядер нормальных тетрад, которые находятся в других материнских клетках пыльцы того же цветка.

Приведем сравнительную характеристику двух видов *Ficaria* (табл. 2).

Остается открытым вопрос, следует ли относить к *F. verna* только диплоиды ($2n=16$), у которых образуются нормальные плоды, или так же триплоиды и тетраплоиды (в случае существования смешанных в отношении плоидности популяций).

F. grandiflora описан из Южной Франции Робертом (Robert, 1838). Он имеет средиземноморский тип ареала. Местонахождения этого вида в Аджарской АССР и в Турции надо считать пока самыми восточными из известных точек его естественного ареала.

Названия *Ficaria adhzarica* M. Pop. (Хохряков, 1969), *F. adhzarica* Kem.-Nat. (Хохряков, 1969), *F. popovii* A. Khokhr. (1969) следует считать синонимами *F. grandiflora* Robert.

ТАБЛИЦА 2

Некоторые морфологические признаки двух видов *Ficaria*

Признак	*Ficaria verna* Huds.	*Ficaria grandiflora* Robert
Стебель	Заметно развит во время цветения	Развитие стебля запаздывает по сравнению с началом цветения
Диаметр цветков, мм	До 30	До 57
Длина листовой пластинки, см	До 4.5	До 7
Ширина листовой пластинки, см	До 3.5	До 6
Угол в основании листовой пластинки	Значительный, нередко прямой	Угол часто отсутствует (лопасти перекрываются)

ЛИТЕРАТУРА

Дмитриева А. А. (1959). Определитель растений Аджарии. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды. — Хохряков А. Т. (1969). Новый вид чистяка из западного Закавказья. Бюлл. Гл. бот. сада, 73. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Davis P. H. (1964). *Ranunculus*. In: P. H. Davis et al. Flora of Turkey, 1 : 146—197. — Robert. (1838). Plantes phanerogames, qui croissent naturellement aux environs de Toulon. — Tutin T. G. (1964). Sect. *Ficaria*. In: Flora europaea, 1 : 233—234.

Батумский ботанический сад
Академии наук Грузинской ССР.

Получено 2 V 1973.

УДК 52 : 54 : 552.577 (285.3) (470.13)

А. П. Сокол

СВЯЗЬ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ С ХИМИЗМОМ ВЕРХНИХ СЛОЕВ ТОРФА НА ПРИМЕРЕ БОЛОТ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

A. P. SOKOL. THE INTERRELATION OF SOME PLANTS AND THE CHEMICAL COMPOSITION OF UPPER LAYERS OF PEAT IN BOGS OF PECHORA-ILYCHSKY RESERVATION

Рассмотрены взаимоотношение и взаимообусловленность растений и почвы. Установлены взаимосвязи между некоторыми болотными растениями и условиями их произрастания: питательным режимом субстрата и его влажностью. Приведены экологические шкалы этих растений. В результате вычисления корреляционного отношения покрытия растений к важнейшим элементам питания оказалось, что покрытие этих растений имеет тесную связь с определенными факторами питания.

На сфагновых болотах Печорской низменности эти растения имеют узкую экологическую амплитуду и являются индикаторами кислых бедных торфов. На болотах, расположенных среди известковых возвышенностей, эти же растения имеют более широкую экологическую амплитуду.

Одним из важных вопросов болотоведения является изучение индикационной значимости видов и растительных сообществ болот по отношению к химизму верхних слоев торфа. Необходимым оказывается конкретизация и уточнение понятий «евтрофный», «мезотрофный», «олиготрофный» как для торфа, так и для болот, болотной растительности и флоры. На основании той или иной экологической приуроченности болотных растений строятся классификации болотной растительности, болот, торфа. Эти проблемы освещены в ряде работ на примере разных регионов (Kotilainen, 1928; Немчинов, 1934; Брадис, 1939, 1972; Трасс, 1955; Мазинг, Трасс, 1955; Гребенщикова, 1956; Брундза, 1962; Тюремнов, Ларгин, 1968;

Богдановская-Гиенеф, 1969; Боч и др., 1970; Jeglum, 1971; Боч, 1972; Пьявченко, 1972; Белоусова, 1973; Валк, 1973, Lötschert, Gies, 1973; Gies, Lötschert, 1973; Хмелев, 1973; Мальцюс, 1974, и др.)

До последнего времени об экологии болотных растений судят преимущественно визуально, не опираясь на конкретные материалы изучения химии субстрата, где обитают эти растения. Очень мало данных о достоверности устанавливаемых связей между растительностью болот и средой ее обитания, нет материалов по корреляции между растительным покровом болот, с одной стороны, и содержанием элементов питания в торфяном субстрате и его влажностью — с другой.

В данной статье освещены некоторые результаты изучения связи растительности болот разных типов с химизмом верхних слоев торфа. Материал собирался летом 1972 и 1973 гг. на сфагновых верховых, на аапа- и на висячих ключевых болотах Печоро-Илычского заповедника (юго-восток Коми АССР). Эта территория относится к полосе среднетаежных лесов. В южной части района преобладают сосновые леса, олиготрофные и мезотрофные сфагновые болота, облесенные или почти безлесные с грядово-мочажинными комплексами. В северо-восточной части района, расположенного в 180 км от предыдущего, среди предгорий Северного Урала (урочище «Большая Парма»), преобладают еловые леса, мезотрофные и евтрофные болота. На болотах были выполнены описания 250 пробных площадей, размером 10 × 10 м, замерены уровни грунтовых вод, отобраны 500 образцов торфа на химический анализ с глубины 0—20 см и 20—50 см. Отбор проб проводился в августе в течение 10 дней. При химическом анализе торфа определялось содержание наиболее важных для питания растений элементов: калия, азота, фосфора, кальция, магния, железа, а также такие важные показатели, как зольность и кислотность.[1]

Изменения покрытия растений пропорциональны логарифму значения фактора, и связь между их покрытиями и средой, как правило, нелинейная; поэтому величину их взаимосвязи нельзя вычислять с помощью коэффициента корреляции, ибо последний может быть близок к нулю и при довольно тесной, но нелинейной связи (Василевич, 1969). Поэтому величина взаимосвязи покрытия видов с химическим составом субстрата определялась по корреляционному отношению $\eta_{xy} = \frac{\sigma_{mx}}{\sigma_x}$, где x — величина покрытия какого-либо вида, y — содержание химических элементов субстрата, σ_x — среднее квадратическое отклонение значений x, σ_{mx} — среднее квадратическое отклонение средних значений признака x, соответствующих каждому значению признака y. В качестве примера приведем корреляционные отношения покрытия мирта болотного *Chamaedaphne calyculata* для 200 площадок южного района (Якшинский участок) к содержанию химических элементов торфа. Ошибка корреляционного отношения определялась по формуле $m = \frac{1 - \eta^2}{\sqrt{N}}$.

В табл. 1 приведены корреляционные отношения (η) покрытия *Ch. calyculata* к содержанию химических элементов торфа и уровню грунтовых вод. Из таблицы видно, что величина связи покрытия *Ch. calyculata* с различными химическими элементами субстрата различна и колеблется от η=0.632 до η=0.160. Там, где корреляционное отношение $\eta > 0.4$, связь *Ch. calyculata* с соответствующим химическим элементом торфа мы считаем хорошей, и появление этого вида в сообществе может указывать на определенное содержание химических элементов, хорошо коррелирующее с покрытием.

Подобные вычисления проводились для количественной оценки связи *Ch. calyculata* с химическими элементами как первого, так и второго слоя

---

[1] Химические анализы торфа выполнялись частично автором в лаборатории агрохимии Ленинградского сельскохозяйственного института под руководством доктора сельскохозяйственных наук В. Н. Ефимова, а частично сотрудниками химических лабораторий Геолторфразведки (Москва, Горький). Всем лицам, проделавшим анализы, выражаю глубокую благодарность.

ТАБЛИЦА 1

Корреляционные отношения покрытия *Chamaedaphne calyculata* к содержанию химических элементов, зольности, pH торфа и уровню грунтовых вод (южный район)

Горизонты	Зольность, %	pH (KCl)	K_2O мг/100 г	N л/гидр., %	P_2O_5 мг/100 г	CaO мг/100 г	MgO мг/100 г	Fe_2O_3 мг/100 г	Уровень грунтовых вод
I	0.592	0.632	0.160	0.233	0.565	0.173	0.438	0.173	0.539
II	0.245	0.263	0.372	0.509	0.511	0.576	0.315	0.649	
m_1	0.045	0.042	0.069	0.067	0.048	0.068	0.058	0.068	0.049
m_2	0.066	0.066	0.061	0.050	0.050	0.048	0.064	0.039	

Примечание. I — горизонт 0—20 см, II — горизонт 20—50 см, m_1, m_2 — ошибки корреляционного отношения для горизонтов I и II.

почвы, где, как правило, их содержание несколько ниже, чем в первом. Оказалось, что величина связи в обоих горизонтах различна для разных элементов: она может быть близкой (η=0.565 в первом и η=0.511 во втором горизонте для P_2O_5), резко различаться (η=0.632 в первом и η=0.263 во втором горизонте для pH). Там, где в первом или втором горизонтах корреляционное отношение достаточно высокое, *Ch. calyculata* может служить индикатором соответствующих химических элементов или других компонентов почвы, т. е. в нашем случае P, Ca, Fe, зольности и кислотности.

Верхние слои торфа в болотах северного района[2] отличаются от южного района бо́льшим содержанием основных химических элементов в обоих горизонтах (за исключением фосфора). Особенно отчетливо различие по содержанию кальция и магния (табл. 2). Это объясняется наличием в северном районе известковых вод, выходящих из-под подножия возвышенности Б. Парма и питающих болота.

ТАБЛИЦА 2

Средние значения содержания химических элементов, зольности и кислотности в верхних слоях торфа на болотах южного и северного районов

Химические элементы и показатели зольности и pH	Южный район		Северный район	
	горизонты			
	I	II	I	II
Зольность	2.5	2.9	7.7	5.8
pH(KCl)	2.9	2.8	3.1	3.6
K_2O	24.2	24.8	94.0	91.8
N л/гидр., %	0.5	0.5	0.8	0.6
P_2O_5 мг/100 *г*	21.3	17.0	14.0	14.4
MgO мг/100 г	51.6	44.5	222.6	132.5
Fe_2O_3 мг/100 г	107.6	98.3	32.1	28.4
CaO мг/100 г	229.7	215.6	1288.7	934.7

Все выводы, сделанные для южного района, справедливы и для северного района.

Как указывалось выше, химический состав торфа в болотах обоих районов различен, поэтому теснота связи одних и тех же видов растений, присутствующих в обоих районах, с одними и теми же элементами различна.

Сравним степень взаимосвязи со средой обитания в обоих районах по следующему критерию: районы мы считаем одинаковыми для данного

[2] Районы здесь и в дальнейшем будут называться «северный» и «южный».

вида растения по химическому составу данного горизонта торфа, если разность корреляционных отношений для каждого химического элемента составляет: $|\eta$ южн. р-на $- n$ сев. р-на $| \leqslant 2 \max (m_1 m_2)$, где m_1 и m_2 ошибки η южн. р-на и η сев. р-на соответственно; районы надо считать различными, если $|\eta$ южн. р-на $- \eta$ сев. р-на $| > 2 \max (m_1 m_2)$.

В табл. 3 приведено сравнение по указанному выше критерию для *Oxycoccus quadripetalus*, присутствующей в обоих районах, для двух горизонтов торфа. Аналогичные сравнения были сделаны для всех видов растений, общих для обоих районов. Виды растений, обнаруживающие хорошую корреляцию с каким-либо химическим элементом, реагировали на изменение его содержания, что ясно видно при одновременном сравнении табл. 2 и 3.

Таким образом, как видно из табл. 3, *O. quadripetalus* имеет сходную степень связи с рядом химических элементов в обоих районах, за исключением Fe и Ca.

Если какие-либо виды растений встречаются на пробных площадках менее пяти раз, то их количественную взаимосвязь со средой обитания проследить довольно трудно из-за неравномерности распределения частот; σx для этих видов очень близка к нулю и корреляционное отношение имеет также близкое к нулю значение. Для видов растений, встречающихся более пяти раз, взаимосвязь со средой обитания в общем колеблется от $\eta=0.13$ до $\eta=0.72$. Можно выделить целые группы растений, являющихся индикаторами определенного класса химических элементов торфа, по их корреляционному отношению.

На основании проделанной работы были составлены экологические шкалы некоторых болотных растений, характеризующих степень активного богатства питания верхних слоев торфа (табл. 4).

Эти шкалы показывают, что условия обитания одних и тех же растений в южном и северном

ТАБЛИЦА 3

Количественная оценка взаимосвязи покрытия *Oxycoccus quadripetalus* с факторами среды обитания южного и северного районов

Химические элементы, зольность и pH	η южн. р-на		η сев. р-на		η южн. р-на—η сев. р-на		m: южный район		m: северный район		$2\max (m_1 m_2)$	
горизонты	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Зольность	0.432	0.462	0.375	0.360	0.57	0.102	0.058	0.061	0.061	0.062	0.122	0.124
pH(KCl)	0.460	0.420	0.552	0.480	0.92	0.060	0.054	0.069	0.048	0.054	0.108	0.138
K_2O мг/100 г	0.360	0.251	0.402	0.350	0.42	0.099	0.061	0.066	0.059	0.062	0.122	0.132
N л/гидр., %	0.407	0.244	0.350	0.392	0.57	0.106	0.059	0.066	0.062	0.059	0.124	0.132
P_2O_5 мг/100 г	0.291	0.203	0.415	0.431	0.124	0.228	0.064	0.068	0.058	0.048	0.128	0.136
CaO мг/100 г	0.320	0.313	0.695	0.595	0.275	0.282	0.064	0.064	0.036	0.045	0.128	0.128
MgO мг/100 г	0.230	0.301	0.400	0.363	0.133	0.062	0.067	0.064	0.059	0.061	0.134	0.128
Fe_2O_3 мг/100 г	0.590	0.530	0.390	0.375	0.215	0.155	0.045	0.058	0.059	0.061	0.118	0.122
Уровень воды, см	0.230	—	0.671	—	0.441	—	0.07	—	0.039	—	0.140	—

ТАБЛИЦА 4

Экологические шкалы местообитаний некоторых растений болот Печоро-Илычского заповедника

Виды	Зольность, %		pH (KCl)		K_2O мг/100 г		N л/гидр., %	
	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С
Betula nana	0.2—3.5	2.4—6.8	2.4—4.2	2.5—6.6	6.2—67.5	30.0—150.0	0.1—2.0	0.4—1.9
Vaccinium uliginosum	0.2—3.6	2.1—6.1	2.4—3.0	2.6—3.1	15.4—73.9	100.0—150.0	0.6—1.8	0.5—1.9
Andromeda polifolia	1.0—5.3	2.1—6.1	2.4—4.2	2.6—4.6	3.3—67.2	40.0—150.0	0.05—1.9	0.07—1.7
Oxycoccus quadripetalus	1.2—5.9	2.1—6.1	2.2—4.8	2.0—4.5	5.0—76.4	55.0—150.0	0.1—2.0	0.4—1.8
Carex rostrata	1.1—5.2	5.2—5.6	3.1—5.2	3.4—4.4	10.8—43.1	55.0—150.0	0.04—0.9	0.03—0.6
C. pauciflora	0.8—4.2	2.1—5.5	2.1—3.9	2.0—3.9	5.1—57.1	115.0—150.0	0.4—0.9	0.5—0.9
Rubus chamaemorus	0.2—5.2	1.7—6.1	1.2—3.9	2.1—4.5	6.1—38.2	35.0—150.0	0.4—1.3	0.6—0.9
Sphagnum fuscum	0.2—3.7	2.4—3.9	2.1—3.7	2.1—4.5	10.1—53.1	100.0—150.0	0.8—2.0	0.7—1.9
S. fallax	2.1—5.9	2.0—6.0	2.7—4.8	2.7—4.3	16.4—63.0	92.3—145.0	0.1—1.1	0.7—1.2
Данные по обоим районам	0.1—21.7	2.0—14.9	1.2—5.5	1.8—6.8	2.1—99.6	25.0—157.0	0.04—2.0	0.03—1.91

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	P_2O_5 мг/100 г		MgO мг/100 г		Fe_2O_3 мг/100 г		CaO мг/100 г		Уровень грунтовых вод, см	
	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С
Betula nana	3.1—57.7	2.0—48.3	10.7—96.5	64.0—499.6	31.3—138.9	11.0—52.3	74.9—350.4	427.0—2705.0	7—30	14—45
Vaccinium uliginosum	4.5—56.7	11.7—24.5	13.0—150.7	48.0—218.4	28.8—159.9	21.0—68.0	87.3—321.8	259.2—1601.6	18—55	15—45
Andromeda polifolia	2.9—70.2	4.5—21.3	6.0—137.7	48.0—362.0	28.8—566.2	6.0—68.0	28.6—479.0	259.0—1741.0	4—41	20—45
Oxycoccus quadripetalus	2.8—61.5	8.8—48.3	10.7—85.2	48.0—362.9	31.8—150.4	21.0—40.0	69.9—749.0	259.2—1601.6	4—34	14—45
Carex rostrata	2.8—56.3	8.8—48.3	10.3—132.7	64.0—362.9	40.3—296.8	32.0—36.0	69.8—494.3	427.0—1209.4	7—19	14—35
C. pauciflora	2.8—51.7	11.7—48.3	4.3—75.1	48.0—201.7	28.8—223.7	21.0—68.0	91.3—224.7	259.2—858.2	9—45	22—41
Rubus chamaemorus	6.6—48.0	7.0—29.3	10.1—97.7	48.0—325.8	28.0—153.8	11.0—68.0	57.2—630.1	259.2—375.14	9—45	25—45
Sphagnum fuscum	12.0—91.6	12.6—17.5	10.1—119.0	123.6—218.4	31.0—151.0	26.0—32.0	97.8—436.2	824.4—1601.6	12—45	29—46
S. fallax	2.1—59.3	16.4—29.3	5.4—75.1	74.0—201.7	40.8—269.3	21.0—35.1	69.9—314.6	370.0—987.0	4—26	19—41
Данные по обоим районам	1.3—109.0	Сл.—52.5	Сл.—253.3	39.2—500.1	17.3—566.6	4.5—109.0	21.0—749.0	160.5—3751.4	—	—

Примечание. Ю — южный район, С — северный район, Сл. — следы.

районах различны по ряду показателей, особенно по фактору увлажнения, и это говорит о достаточно широкой экологической амплитуде отмеченных растений. По данным М. С. Боч (1972) для олиготрофных сфагновых болот Восточноевропейской тундры (ж.-д. ст. Сивая Маска) местообитания *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fuscum* характеризуются следующими показателями: зольность равна 9.5%, pH (KCl) — 3.6, P_2O_5 — 24.7 мг/100 г) торфа, K_2O — 632.5 мг/100 г торфа (зольность и содержание калия превышают наши данные).

Н. А. Белоусова (1973) приводит для болот онежско-беломорского водораздела такие показатели местообитания: *Betula nana* — pH водн.= =3.7—7.2, уровень воды (ув) — 2—80 см; *Andromeda polifolia* — pH= =3.3—3.7, ув — 2—80 см; *Oxycoccus quadripetalus* — pH=3.1—7.2, ув — 0—80 см; *Vaccinium uliginosum* — pH=2.0—4.0, ув — 15—80 см; *Carex pauciflora* — pH=3.3—5.8, ув — 18—80 см; *C. rostrata* — pH=4.0—7.0, ув — 0—30 см; *Sphagnum fuscum* — pH—3.2—4.6, ув — 10—70 см; *S. fallax*—pH=3.4—4.9, ув — 0—25 см; это превышает показатели для этих растений в районе наших исследований. В местообитаниях *Carex rostrata* на евтрофных болотах Литвы (Мальцюс, 1974) зольность равна 34.44%, pH=6.0—6.5 (что также выше, чем в нашем районе). По Мазингу и Трассу (1955), на болотах Эстонии олиготрофными растениями являются *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*; олиго-мезотрофными — *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Carex pauciflora*, *Sphagnum fallax*, индифферентными — *Oxycoccus quadripetalus*.

Е. М. Брадис (1972) указывает для украинских болот распределение растений по группам трофности. Олиготрофные растения: *Sphagnum fuscum*, олигомезотрофные: *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Vaccinium uliginosum*; мезотрофные: *Sphagnum fallax*; мезотрофно-евтрофные: *Carex rostrata*.

Проведенные исследования взаимоотношений некоторых болотных растений с химическим составом и влажностью среды обитания позволяют сделать следующие выводы.

1. В результате вычисления корреляционного отношения (η) покрытия *Chamaedaphne calyculata* к важнейшим элементам питания оказалось, что это покрытие имеет тесную связь с зольностью (η=0.592), pH (η= =0.632), содержанием фосфора (η=0.565) и магния (η=0.438) в слое торфа 0—20 см, а также с уровнем грунтовых вод (η=0.539); в слое торфа 20—50 см тесная связь обнаружена с азотом (η=0.509), фосфором (η=0.511), кальцием (η=0.576) и железом (η=0.649). Покрытие *Oxycoccus quadripetalus* имеет сходную связь со всеми химическими элементами, за исключением кальция и железа.

2. Анализ экологических шкал *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus quadripetalus* показал, что в отношении подвижных форм химических элементов и влажности они имеют широкую амплитуду на болотах северной части района, расположенного среди известковых возвышенностей предгорий Урала. В южной части эти растения (за исключением *Andromeda polifolia*) растут только на кислом бедном торфе и могут служить индикаторами олиготрофной среды обитания.

3. Экологическая амплитуда у *Carex rostrata*, наоборот, более узкая в северном районе и широкая — в южном, где в целом почва много беднее. В северном районе *C. rostrata* можно считать локальным индикатором мезотрофных болотных местообитаний с зольностью 5.2—5.6%, pH= =3.4—4.5, содержанием калия 3.4—4.5 мг/100 г, азота 0.7—0.9% и уровнем грунтовых вод 14—35 см.

4. Локальным индикатором низкой зольности на болотах северного района может быть *Sphagnum fuscum* (зольность 2.4—3.9%, η=0.541), локальными индикаторами кислотности могут считаться *Carex pauciflora* (pH=2.0—3.9, η=0.515), *Rubus chamaemorus* (pH=2.1—4.5, η—0.348); в южном районе — *Betula nana* (pH—2.4=4.2, η=0.460), *Vaccinium*

uliginosum (pH=2.4—3.0, η=0.130), *Carex pauciflora* (pH=2.1—3.9, η=0.550), *Sphagnum fallax* (pH=2.7—4.8, η=0.262).

5. По отношению к влажности местообитаний, которая выражена нами через уровень стояния грунтовых вод, почти все упомянутые виды имеют широкую амплитуду.

ЛИТЕРАТУРА

Белоусова Н. А. (1973). Типы болот южной части Онежско-беломорского водораздела и пути их хозяйственного использования. Автореф. канд. дисс. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1969). Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа. — Боч М. С. (1972). О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания. В сб.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Боч М. С., В. И. Василевич, И. В. Игнатенко. (1970). Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. Экология, 5. — Брадис Е. М. (1939). Распределение и рост осок на болоте в зависимости от физико-химических свойств торфа. Ж. Інст. бот. АН УРСР, 21—22. — Брадис Е. М. (1972). Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания. В сб.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Брундза К. И. (1962). Экология типов лугов некоторых районов Литовской ССР. Тр. Бот. инст. Литовск. ССР, Вопр. бот., II. — Валк У. (1973). О возможности оценки содержания питательных веществ в почве по росту и распределению деревьев и растительному покрову на верховом болоте. В сб.: Metsandusl. uurimused, 11. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Гребенщикова А. А. (1956). Малоразложившиеся торфяные залежи (их генезис, особенности строения и свойства торфа). Сб. статей по изучению торфяных месторождений. — (Мазинг В., Х. Трасс) Masing V., H. Trass. (1955). Iuhend soode geobotaaniliseks uurimuseks. — Мальцюс Ю. Ю. (1974). Индикаторное значение растительности низинных болот восточной Литвы при определении некоторых физико-агрохимических свойств почвы. Автореф. канд. дисс. — Немчинов А. А. (1934). Геоботаническая и агрохимическая характеристика болот Ленинградской области. — Пьявченко Н. И. (1972). О типах болот и торфа в болотоведении. В сб.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Трасс Х. Х. (1955). Флора и растительность низинных болот западной Эстонии. Автореф. канд. дисс. — Тюремнов С. Н., И. Ф. Ларгин. (1968). Растительные группировки торфяных месторождений и химический состав их водной среды. Торф. пром., 2. — Хмелев К. Ф. (1973). О некоторых особенностях формирования сфагнового покрова на болотах Окско-Донской равнины. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 12. — Gies T., W. Lötschert. (1973). Untersuchungen über den Kationengehalt im Hochmoor. II. Jahreszeitliche Vegetation. Flora, 162, 3. — Jeglum J. K. (1971). Plant indikators of pH and water level in peatlands at Candle Lake. Saskatchewan. Canad, J. Bot., 49, 9. — Kotilainen M. (1928). Untersuchungen über der Moor und der Beschaffenheit, besonders der Reaction der Torfbodens. Finska Moorkulturfver, 7. — Lötschert W., T. Gies. (1973). Untersuchungen über den Kationengehalt im Hochmoor. I. Abstufungen in den Vegetationskomplexen. Flora, 162, 3.

Ботанический институт
им. В. А. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 21 XI 1974

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 576.1 : 581.17 : 581.3

Г. Я. Жукова

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ПЛАСТИД В СВЕТЕ ДАННЫХ ЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

G. YA. ZHUKOVA. THE PROBLEM OF THE ORIGIN AND EVOLUTION OF PLASTIDS AS ELUCIDATED BY THE DATA OF PLANT EMBRYOLOGY

При общем сходстве плана строения животной и растительной клетки у последней имеется ряд важных отличительных черт. Одной из них является наличие пластид, с которым и связано своеобразие обмена растительной клетки. Именно обладание пластидами, вероятно, более чем что-либо другое, отличает растения от животных, в силу чего пластиды представляют чрезвычайный интерес для биолога. Пластиды, свойственные всем растениям, за исключением некоторых водорослей, привлекают внимание биологов еще и потому, что обладают удивительным свойством — известной самостоятельностью, которая особенно поразительна, если учесть необходимость интеграции для существования целостного организма. Это свойство вызвало к жизни неослабевающий и по сегодняшний день интерес к вопросу о происхождении пластид. История изучения этих важных органелл растительной клетки насчитывает не одну гипотезу, трактующую их происхождение. Особое место среди них занимает ставшая очень популярной в наши дни концепция непрерывности пластид.

КОНЦЕПЦИЯ НЕПРЕРЫВНОСТИ ПЛАСТИД

Концепция автономии и преемственности пластид впервые была высказана цитологами. Она была в значительной мере основана на наблюдениях над делением хлоропластов при цитокинезе у различных водорослей и распределении их между дочерними клетками. В основу этой концепции легли исследования Шмица (Schmitz, 1882) на водорослях, Шимпера (Schimper, 1883, 1885) и Мейера (Meyer, 1883) на высших растениях.

Ими было высказано предположение, что пластиды никогда не возникают de novo, а всегда образуются путем деления и передаются от одной клеточной генерации к другой как при вегетативном, так и при половом размножении. Со времени этих классических цитологических исследований пластиды стали рассматриваться как клеточные органеллы sui generis, которые возникают только путем размножения делением (см. обзоры: Любименко, 1917; Козо-Полянский, 1924, Küster, 1956; Granick, 1961, Bell, 1970; Diers, 1970; Кирк, 1970; Taylor, 1970б; Stubbe, 1971; Сенченкова, 1973).

Надо сказать, однако, что наиболее очевидные данные о репликации хлоропластов и их передаче от одной клеточной генерации к другой получены лишь на вегетативно размножающихся водорослях. Непрерывность хлоропластов у высших растений не столь очевидна. Это связано с тем, что большинство водорослей, с одной стороны, и высших

растений, с другой, отличаются друг от друга по типу морфогенеза пластид. Для клеток водорослей на всех стадиях их жизненного цикла, как правило, характерны лишь дифференцированные, так называемые зрелые пластиды, преимущественно хлоропласты (хроматофоры). В онтогенезе меняется лишь их размер — уменьшается при делении клеток и увеличивается в процессе роста дочерних пластид. У высших растений картина усложняется, во-первых, вследствие существования зрелых пластид различных типов и, во-вторых, потому, что они развиваются из бесцветных мелких эллипсоидальных или сферических образований ($\sim$0.2—1 мкм в диаметре) — примордиев, которые получили не очень удачное название пропластид. Последние характерны для меристем высших растений (Mühlethaler, Frey-Wyssling, 1959; Bogorad, 1967; Taylor, 1970б), правда не всех (Newcomb, 1967; Burgess, 1970).

Насколько можно судить по литературным данным, зрелые хлоропласты высших растений делятся очень редко. Как подчеркивает Кирк (1970), у высших растений наблюдается лишь случайное деление главным образом молодых хлоропластов, которые еще полностью не дифференцированы. По мнению Хонда с соавторами (Honda и др., 1971), первое и, видимо, единственное хорошо документированное сообщение о делении хлоропластов в живой клетке высших растений, а именно у *Utricularia vulgaris*, содержится в работе двух японских исследователей (Kusunoki, Kawasaki, 1936, — цит. по: Honda и др., 1971). Их вывод о делении пластид основан не на подсчете их числа, а на прямых наблюдениях их деления (в течение 3.5—4.5 часов). В то же время ни Хонда, ни его сотрудники никогда непосредственно не отмечали деления хлоропластов в живых клетках мезофилла высших растений за долгие часы наблюдений в течение нескольких лет работы со многими видами.

Согласно распространенному мнению, деление большинства пластид и их распределение между дочерними клетками при клеточном делении у высших растений заканчивается до того, как происходит дифференциация меристематических клеток. По данным Грейника (Granick, 1961), ко времени, когда клетки листа достигают 1/3 своей окончательной длины, пластиды почти полностью прекращают деление. Сходное представление развивают Белл и Тейлор (Bell, 1970; Taylor, 1970б). Они указывают, что у высших растений пластиды меристематических очагов обычно находятся на стадии пропластид, и репродукция пластид происходит только в этом недифференцированном состоянии. Эти исследователи высказывают сомнение в способности дифференцированных пластид к делению. По мнению Белла, в дифференцированных клетках пластиды размножаются либо почкованием, либо делением после дедифференциации.

Таким образом дифференцированные пластиды всех типов, свойственные зрелым клеткам высших растений, не являются непосредственным продуктом деления предсуществующих пластид, так как не обладают способностью к прямой репликации, подобно пластидам водорослей. Еще Шимпер (Schimper, 1885) впервые высказал предположение, что именно примордии (пропластиды, по современной терминологии) являются основой непрерывности хлоропластов в меристематических клетках высших растений. К примордиям он относил лейкопласты. Функцию пропластид высших растений можно было бы поэтому рассматривать как обеспечение непрерывности пластид более совершенным, по сравнению с водорослями, способом.

Еще более сложная картина наблюдается в ходе полового воспроизведения. Давно возникло мнение, что в период развития репродуктивных тканей и клеток пластиды претерпевают наиболее значительные изменения. Уже у некоторых водорослей в ходе полового процесса происходит редукция числа хлоропластов в результате дегенерации части органелл, которая касается прежде всего пластид мужских гамет. Однако и этот процесс, как показывают цитологические исследования, характеризуется теми же закономерностями, что и при обычном делении клеток — хлоропласты всегда являются продуктом деления предсуществующих

пластид, по крайней мере пластид одного из родителей (Schimper 1885; Correns, 1909; Hagemann, 1964).

В обзорной работе Грейника (Granick, 1961) подробно изложены ставшие уже классическими наблюдения над дегенерацией хлоропластов в одной из «гамет» («мужской») вскоре после формирования зиготы у коньюгат. У ряда видов этих водорослей (Chmielevsky, 1890) вегетативные клетки содержат по одному спиральному хлоропласту. В зиготе (зигоспоре), образующейся в результате коньюгации двух клеток, наблюдается постепенная дегенерация одного из двух хлоропластов, производного «мужской гаметы» — распадение его на отдельные частицы и перемещение их в вакуоль. Таким образом, в дочерние клетки при последующих вегетативных клеточных делениях переходят только производные хлоропластов женской родительской формы. То же наблюдается и у *Hyalotheca dissiliens* (Pothoff, 1927; — цит. по: Kirk, Tilney-Bassett, 1967).

У *Zygnema* вегетативные клетки содержат по одному ядру и по две пластиды. Пластиды делятся при делении клеток в процессе вегетативного размножения. При половом воспроизведении наблюдается дегенерация обеих привнесенных «мужской гаметой» пластид (Курсанов, 1912), а ядра «гамет» сливаются, формируя ядро зигоспоры.

На основе наблюдений цитологов над низшими растениями, в каждой клетке которых содержатся один или несколько хлоропластов, были установлены следующие варианты их редукции (см. обзоры: Granick, 1961; Taylor, 1970б): 1) «мужская гамета» не имеет хлоропластов; 2) хлоропласты «мужской гаметы» разрушаются перед оплодотворением, во во время гаметогенеза. Редукция этих органелл служит средством регуляции количества пластид в клетках новой генерации, обеспечивая их генетически определенный комплект; 3) «мужские» хлоропласты дезинтегрируют в зиготе после оплодотворения.

Исключительно сложным оказался вопрос о наличии пластид в мужских гаметах высших растений и особенно об их передаче новому поколению. Генетические методы исследования дают довольно противоречивые сведения на этот счет. По некоторым данным (Correns, 1909; Курсанов, 1912; Sager, 1967), при цитоплазматической наследственности передача признаков через яйцеклетку при реципрокных скрещиваниях осуществляется только унипарентально, а именно по материнской линии. Даже у видов *Chlamydomonas*, обладающих изогаметами, передача цитоплазматической наследственности остается матернальной, так как пластиды мужской гаметы, как правило, разрушаются. По мнению других исследователей, генетические исследования пестролистных сортов позволяют считать, что у *Pelargonium zonale* и *Antirrhinum majus* из пыльцевой трубки вместе с ядром спермия в яйцеклетку переходят также пластиды (Baur, 1909, 1919; Diers, 1967а; Kirk, Tilney-Bassett, 1967; Tilney-Bassett, 1970б).

В решении этого вопроса большая роль принадлежит эмбриологии растений. К сожалению, она располагает только отрывочными сведениями о поведении пластид в ходе микро- и макроспорогенеза, гаметогенеза и полового процесса.

Во время микроспорогенеза у высших растений полной элиминации пластид и их формирования de novo не зарегистрировано (Maruyama, 1966). Либо вегетативная клетка пыльцевого зерна, либо его генеративная клетка, либо обе клетки содержат пластиды, правда, часто очень сильно редуцированные (Ruhland, Wetzel, 1924; Chardard, 1958, 1962; Bopp-Hassenkamp, 1960; Полунина, 1961; Diers, 1963а, б; Rosen и др., 1964; Sassen, 1964; Larson, 1965; Heslop-Harrison, 1968; Jensen и др., 1968; Hoefert, 1969; Willemse, 1972).

Дальнейшая судьба пластид в ходе спермиогенеза высших растений неясна. У печеночника (*Anthoceros*) клетки таллома содержат по одной пластиде, которая делится одновременно с ядром при каждом клеточном делении. Яйцеклетка также содержит пластиду, но крошечный сперма-

тозоид, как полагают, не имеет пластиды. Таким образом, «мужской» хлоропласт не попадает в яйцеклетку; хлоропласт яйцеклетки становится хлоропластом зиготы. Поэтому зигота и клетки спорофита, которые формируются из оплодотворенной яйцеклетки, подобно клеткам гаметофита имеют по одной пластиде; эта пластида является, таким образом, продуктом деления исходной пластиды яйцеклетки. Как ни трудно было выявить наличие пластид в молодых спорогенных клетках, удалось установить, что каждый спороцит содержит одну пластиду. Как показал Дэвис (Davis, 1899 — цит. по: Granick, 1961), пластида делится дважды во время профазы 1-го деления ядра спороцита, так что каждая спора тетрады получает одну пластиду. Из споры развивается гаметофит с одной пластидой в каждой клетке и на этом цикл размножения пластид завершается. Пластиды, таким образом, размножаются исключительно делением.

У мхов — видов *Polytrichum* (Cenevés, 1967; Paolillo и др., 1968), *Bryum* (Bonnot, 1965), и *Sphaerocarpus* (Diers, 1967б; Zimmermann, 1973) в зрелом сперматозоиде имеется пластида, правда, сильно модифицированная, формирующая вместе с митохондрией так называемое боковое тело (limosphere). Дальнейшая судьба этого тела в процессе оплодотворения и после него не прослежена.

По данным Белла (P. R. Bell), в сперматозоидах папоротников — видов *Pteridium* и *Marsilea* (Rice, Laetsch, 1967) пластид нет.

У голосеменных, как это удалось наблюдать в роде *Pinus* и *Larix*, мужские гаметы содержат митохондрии и пропластиды. Однако у *Pinus* они разрушаются в цитоплазме яйцеклетки. Еще Манжено (Mangenot, 1938) установил, что эти органеллы крупнее в мужской гамете, чем в женской. Это облегчает наблюдение за ними в ходе оплодотворения. Цитоплазма мужской гаметы проникает в яйцеклетку. После оплодотворения ее органеллы еще различимы. В ходе развития зародыша органеллы мужского происхождения остаются в той части яйцеклетки, которая не участвует в формировании пластидома и хондриома зародыша: «мужские» органеллы дезинтегрируют позднее. Эти данные нашли полное подтверждение при электронно-микроскопическом исследовании слияния гамет *Pinus nigra* (Camefort, 1966б). Изучение этого процесса у другого представителя голосеменных *Larix decidua* дало Камфору основание рассматривать часть пластид зиготы как производные мужской гаметы (Camefort, 1967б).

К сожалению, пока не внесли ясности в этот вопрос и первые данные электронно-микроскопического исследования клеток-спермиев и полового процесса ряда покрытосемянных растений. Так, обнаруженные в цитоплазме спермиев хлопчатника органеллы, окруженные двойной мембраной, очень однообразны по форме и размерам, а слабовыраженная внутренняя структура не позволяет с уверенностью идентифицировать их как пластиды или как митохондрии (Jensen, Fisher, 1968a). Судя по некоторым показателям, авторы склонны все же считать их митохондриями, отрицая тем самым наличие пластид в спермиях цветковых растений. Получены также данные, что ядро спермия появляется в яйцеклетке хлопчатника без цитоплазмы (Jensen, 1968), теряя ее, возможно, при продвижении через синергиду (Jensen, Fisher, 1968б).

Исследование зародышевого мешка *Epidendrum scutella* после оплодотворения (Cocucci, Jensen, 1969a) не выявило никаких признаков цитоплазмы клеток-спермиев ни в яйцеклетке, ни в центральной клетке, ни в дегенерирующей синергиде. При электронно-микроскопическом исследовании клеток-спермиев пыльцевых зерен *Beta vulgaris* (Hoefert, 1969) в них не были обнаружены пластиды. Пластиды имеются в цитоплазме вегетативной клетки и иногда встречаются в генеративной клетке пыльцевых зерен этого вида. Не обнаружены пластиды и в клетках-спермиях пыльцевого зерна *Heleocharis palustris* сем. *Cyperaceae* (Carniel, 1972) и ячменя (Cass, 1973).

На основании электронно-микроскопических исследований процесса оплодотворения у покрытосемянных Линскенс (Linskens, 1968, — цит. по: Went, 1970) выдвинул гипотезу механизма проникновения клеток-спермиев в яйцеклетку и центральную клетку зародышевого мешка. Если его предположение верно, то следует признать, что цитоплазма мужских гамет со всем ее содержимым, в том числе пластидами, попадает в зиготу. Точку зрения Линскенса разделяет и ван Вент (Went, 1970).

Таким образом, вопрос о судьбе пластид мужских гамет при половом процессе остается открытым. И дело не только в трудностях идентификации недифференцированных пластид. Поведение пластид при половом воспроизведении как у низших, так и у высших растений, возможно, гораздо сложнее, чем кажется на первый взгляд. Большой интерес представляют данные о разрушении части пластид при половом воспроизведении некоторых водорослей. Вполне допустимо, что подобное явление имеет место и у цветковых растений. У последних такое разрушение может быть избирательным и связано с неоднородностью пропластид.

В связи с этим особого внимания заслуживают наблюдения цитологов о слиянии хлоропластов гамет при половом процессе. Так, у *Acetabularia* электронно-микроскопическое исследование не выявило дегенерации хлоропластов (Crawley, 1966) ни в гаметах, ни в зиготе. Наблюдаются лишь некоторые изменения в их структуре. В зиготе *Acetabularia* отмечены случаи тесного контакта хлоропласта одной гаметы с хлоропластом другой (Crawley, 1966). А у *Chlamydomonas reinhardii* (Cavalier-Smith, 1970; Chloroplasten-Fusion. . ., 1971; Семенова и др., 1974) в процессе оплодотворения хлоропласты гамет сливаются подобно ядрам (у этой одноклеточной водоросли имеется только один хлоропласт), образуя один хлоропласт зиготы. Этот процесс, по мнению некоторых исследователей, дает возможность наследственным единицам хлоропластов подвергаться рекомбинации.

Резюмируя вышеизложенное, важно подчеркнуть следующее. Несмотря на то что некоторые хлоропласты могут быть разрушены у воспроизводящихся половым путем индивидуумов (т. е. судьба их при половом размножении сложнее, чем при вегетативном), есть достаточно оснований считать, что в последовательных поколениях поддерживается цитологическая непрерывность хотя бы некоторой части пластид. Тем не менее вопрос об универсальности концепции непрерывности пластид еще ждет своего окончательного подтверждения, так как деление пластид и их непрерывность не легко проследить в тканях, содержащих лейкопласты и недифференцированные мелкие пластиды (пропластиды), в меристематических тканях, а также в тканях, дающих начало микро- и макроспорам и гаметам.

Концепция Шимпера-Мейера, подкрепленная достаточно убедительным фактическим материалом, быстро завоевала признание и долгое время была общепринятой. Однако несколько лет назад Белл и Мюлеталер (Bell, Mühlethaler, 1964a) предложили другую гипотезу происхождения пластид, противоречащую классической концепции. Надо сказать, что еще до Шимпера очень популярными в цитологии были гипотезы образования пластид de novo из тех или иных клеточных структур.

ГИПОТЕЗЫ НОВООБРАЗОВАНИЯ ПЛАСТИД

1. Гипотезы новообразования пластид из цитоплазмы

Эти гипотезы были особенно распространены среди анатомов и цитологов XIX века. Так, Унгер (Unger, 1846, — цит. по: Любименко, 1916) и Моль (Mohl, 1851, — цит. по: Любименко, 1916) считали, что пластиды возникают путем локальной дифференцировки протопласта, а Микош (Mikosch, 1885, — цит. по: Diers, 1970) и Бельцунг (Belzung, 1891, — цит. по: Diers, 1970) развивали концепцию конденсации цитоплазматических веществ, из которых формируются пластиды. Гипотеза новообра-

зования пластид веществом цитоплазмы была возрождена после полувекового забвения Веттштейном (Wettstein, 1959) при появлении электронной микроскопии, но затем им же была оставлена. Подобную же точку зрения высказали Мюлеталер и Фрей-Висслинг (Mühlethaler, Frey-Wyssling, 1959), не развив, однако, ее впоследствии, а также Кроли (Crawley, 1960) и Баденхёйзен (Badenhuizen, 1962).

В отечественной литературе точка зрения о новообразовании хлоропластов покрытосемянных растений из мельчайших субмикроскопических частиц клеточной плазмы (цитоплазмы) поддерживалась С. Г. Навашиным (1916), В. Г. Александровым (1960), Л. И. Онищенко (1960), Л. П. Бреславец (1963). В настоящее время подобная гипотеза развивается Ю. М. Агаевым и А. А. Гуламовым (1972).

2. Гипотеза трансформации

Г. А. Левицкий (1910) выступил с предположением, что пластиды развиваются из митохондрий (хондриозом). Эта точка зрения имела и имеет своих последователей, сведения о которых содержатся в обзорах Ньюкомера (Newcomer, 1946, 1951), Вайера и Стокинга (Weier, Stocking, 1952), Кюстера (Küster, 1956), а также в работе Стерлинга (Sterling, 1972).

В связи с обсуждаемым вопросом особый интерес представляет гипотеза образования пластид de novo из ядра.

3. Гипотеза образования пластид de novo из ядра

В начале XX века Шиллер (Schiller, 1909, — цит. по: Diers, 1970) и Штауффахер (Stauffacher, 1910, — цит. по: Diers, 1970) обратили внимание на то, что в эмбриональных клетках еще недифференцированные пластиды сконцентрированы вокруг ядра. Эти наблюдения легли в основу предположения об образовании пластид из частиц, отделяющихся от ядра. В эпоху электронной микроскопии эта концепция была вновь возрождена Мюлеталером и Беллом (Mühlethaler, Bell, 1962) на основании изучения оогенеза папоротника *Pteridium aquilinum*. Эта гипотеза происхождения хлоропластов de novo у растений, воспроизводящихся половым путем, не оставлена ее авторами и по сей день (Bell и др., 1966; Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968; Woodcock, Bell, 1968; Bell, 1970). Не исключается возможность образования пластид, точнее — пропластид, de novo из ядра (так же, как допускается образование митохондрий) и некоторыми другими авторами (Nougarède, 1969, Cocucci, 1969; Herich, Bodák, 1970; Rassel, 1970). Белл и Мюлеталер на основании ультраструктурных наблюдений пришли к заключению, что при созревании яйцеклетки *Pteridium aquilinum* весь набор пластид и митохондрий разрушается и позднее воссоздается из ядра заново, в результате эвагинаций ядерной оболочки; эти выросты отделяются от ядра и независимо от него развиваются в органеллы (митохондрии и хлоропласты) перед тем как происходит слияние гамет.

Такие представления находятся в противоречии с давно известными фактами о наличии пластид в клетках женского гаметофита (Diboll, 1964), и в частности, в яйцеклетках *Hyacinthus non-scriptus* (=*Endymion non-scriptus*), *Daphne blagayana*, *Torenia asiatica*, *Atrichum undulatum*, *Anthoceros laevis* (Любименко, 1916) и ряда других высших растений (Noack, 1921; Renner, 1934, 1936; Anderson, 1936; Steffen, 1951; Schötz, Stubbe, 1962). В яйцеклетке же некоторых мхов отмечалось даже присутствие хлоропластов (Bauer, 1942).

Вследствие несовершенства методики вышеприведенных работ их данные могут быть подвергнуты сомнению. За последние десятилетия арсенал цитологов заметно пополнился материалами электронно-микроскопических исследований. Они также не подтверждают гипотезу этих авторов.

Исследования, проведенные на мхах, показали, что при образовании гаметофита пластиды иногда претерпевают очень значительные изменения, которые выражаются в уменьшении числа типичных гран и в ослаблении флуоресценции хлорофилла, если пластиды являются хлоропластами, как например, у *Polytrichum* (Paolillo, 1964). Однако может и и не быть никаких видимых изменений. Например у листового мха *Sphaerocarpus donnellii* (Diers, 1965а, б, 1966, 1970) ни на одной из стадий развития архегония не было отмечено дегенерации и исчезновения пластид и митохондрий ни в яйцеклетке, ни в других архегониальных клетках. И хотя наблюдались эвагинации ядерной оболочки, нет никаких данных, которые бы свидетельствовали об образовании из них пластид или митохондрий.

Как указывает сам Белл (Bell, 1970), у папоротника *Marsilea* также не наблюдается явлений, описанных им у *Pteridium* и позднее у *Dryopteris*.

Вопрос о преобразованиях пластид в ходе формирования яйцеклетки и проэмбрио голосеменных еще не решен окончательно. Однако имеющиеся в настоящее время материалы не дают оснований говорить об образовании пластид из ядра яйцеклетки, хотя у некоторых из исследованных видов и наблюдается их деформация в ходе полового процесса, которая может быть истолкована как дегенерация (Camefort, 1966а, 1967а, 1968, 1970). В яйцеклетке *Ginkgo biloba* (Camefort, 1965) идентифицированы амилопласты, а в яйцеклетках *Juniperus communis* (Chesnoy, 1967) и *Biota orientalis* (Chesnoy, 1969а, б) — лейкопласты (без указаний на их дегенерацию); при этом отмечено не только наличие этих органелл, но и их размножение.

И, наконец, электронно-микроскопическое изучение органелл яйцеклетки ряда цветковых растений также не подтверждает гипотезы Мюлюталера и Белла. Так, не обнаружена дегенерация пластид и митохондрий в яйцеклетках *Gossypium hirsutum* (Jensen, 1965, 1968), *Linum usitatissimum* (Vazart B., J. Vazart, 1965, 1966), *Capsella bursa pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Zea mays* (Diboll, Larson, 1966; Diboll, 1964, 1968), *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969б), *Calendula officinalis* (Плиско, 1971), *Crepis capillaris* (Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973); *Helianthus annuus* (Newcomb, 1973). В яйцеклетках чаще всего наблюдаются не только пропластиды, но даже амилопласты. Не получено данных в этих работах и о новообразовании пластид, митохондрий или других органелл из ядерных мембран. Пока лишь в женском гаметофите *Myosurus minimus* (Woodcock, Bell, 1968) отмечена редукция пластид и митохондрий.

Отсутствие данных об образовании пластид de novo в яйцеклетках исследованных цветковых растений еще не опровергает, по мнению Белла, гипотезу их образования из ядра (Bell, 1970). Возможно, что в связи с эволюцией гетероспории у цветковых растений произошло смещение этого процесса на более раннюю фазу жизненного цикла — на период мегаспорогенеза и образования зародышевого мешка. Однако электронно-микроскопическое изучение мегаспорогенеза и гаметогенеза не подтверждает и эту поправку к гипотезе. Не отмечена дегенерация пластид и митохондрий в развивающемся мегаспороците *Ginkgo biloba* (Stewart, Gifford, 1967), при образовании гаметофита *Lilium candidum* (Eymé, 1965), *Dendrobium* (Israel, Sagawa, 1964, 1965), в мегаспороците *Crepis tectorum* (Godineau, 1968) и *Helianthus annuus* (Newcomb, 1973). Не наблюдается дегенерации пластид в ходе мегаспорогенеза и на начальных стадиях образования зародышевого мешка *Paphiopedilum spicerianum* (Francini-Corti, Fiordi-Cecchi, 1970). Напротив, получены данные об увеличении числа пластид и митохондрий путем их деления в ходе этих процессов и даже о возрастании их метаболической активности (накопление крахмала — наблюдения проводились до стадии 2-ядерного биспорического зародышевого мешка).

На чем же основана гипотеза Мюлеталера и Белла, и почему, как явствует из приведенных материалов эмбриологических исследований, она не подтверждается данными других авторов? При созревании яйцеклетки *Pteridium aquilinum*, как и других растений, пластиды и митохондрии растягиваются, вакуолизируются и контур их становится неровным. Приблизительно одновременно с этими изменениями, которые авторы гипотезы новообразования пластид рассматривают как дегенеративные, наблюдается появление выростов ядерных мембран в цитоплазму. Большая часть этих выростов имеет слабовыраженную внутреннюю структуру или совсем лишена ее, но Белл и Мюлеталер пришли к выводу, что структура отдельных выростов напоминает структуру митохондрий или пластид.

Против гипотезы Белла-Мюлеталера есть ряд серьезных возражений. Наблюдавшиеся ими изменения пластид затрагивают их внутреннюю структуру; она становится проще, исчезают ламеллы. Эти изменения, которые Белл и Мюлеталер считают дегенеративными, с большим основанием могут быть истолкованы как процессы реорганизации пластид в простейшие формы, участвующие в передаче генетического материала новому поколению. Для элиминации этих органелл был бы более эффективным другой механизм, например с участием лизосомного аппарата. Описываемый же процесс выглядит как процесс дедифференциации.

Еще В. Н. Любименко (1916, 1935), давая объяснение известным ему фактам присутствия зеленых пластид в половых клетках и других неспециализированных к фотосинтезу структурах, будучи сторонником гипотезы преемственности пластид, высказал предположение о де ифференциации пластид (и в частности хлоропластов) при половом воспроизведении и об их обратном метаморфозе (дифференциации) при развитии оплодотворенной яйцеклетки. Любименко отметил, что у низших растений, например у одноклеточных зеленых водорослей, пластида сохраняет зеленый цвет не только при бесполом размножении, но и при простейших формах полового. По мере усложнения организации растений и дифференцировки клеток и тканей, выполняющих специальные функции, наблюдается тенденция превращения хлоропластов в лейкопласты; хлоропласты сохраняются только в некоторых тканях. У высших растений, по Любименко, «редуктивный метаморфоз» пластид в половых клетках достигает наибольшей степени, и уменьшение их размеров заходит так далеко, что пластиды становятся неотличимыми от митохондрий. Правда, у некоторых мхов пластиды еще сохраняют зеленый цвет как в яйцеклетках, так и в сперматозоидах (Bauer, 1942).

Сильную редукцию пластид в период образования женского гаметофита в клетках покровов семяпочек, в археспории, мегаспорах и зародышевом мешке *Cypripedium insigne*, *Calanthe veitchii* и *Dendrobium nobile* отмечает также В. А. Поддубная-Арнольди (1959). Они бесцветны, мельче, чем пластиды клеток околоплодника и плаценты. У *D. nobile*, в клетках внутреннего интегумента обнаружены хлоропласты, у других изученных автором орхидей — лейкопласты.

Переисследование различных стадий развития ядра в процессе оогенеза *Pteridium* (Tourte, 1968) привело к такой интерпретации: продукты эвагинации ядра не развиваются в пластиды и митохондрии, а в виде пузырьков распределяются по периферии яйцеклетки. При электронно-микроскопическом изучении оогенеза другого папоротника *Dryopteris filix-mas* Менке и Фрике (Menke, Fricke, 1964) также не наблюдали дегенерации пластид и митохондрий и их новообразования ядром.

Гипотеза новообразования пластид ядром не согласуется также с данными о генетической непрерывности пластид (см. Will, Schwahn, 1973) и расходится с многочисленными наблюдениями, которые указывают, что ДНК пластид не синтезируется в ядрах. Авторадиографическое изучение в сочетании с электронно-микроскопическим исследованием репликации ДНК в яйцеклетке папоротника *Pteridium aquilinum* не подтвер-

дило возможности выхода ядерной ДНК в цитоплазму в период развития яйцеклетки (Sigee, 1972).

И, наконец, не в пользу этой гипотезы говорят и следующие экспериментальные данные. Оказалось, что клетки, утратившие пластиды в тех или иных экспериментальных условиях, не способны образовывать их заново. Один из таких опытов описывается М. Е. Лобашевым (1967). Одноклеточная водоросль *Euglena mesmily* имеет около 70—100 хлоропластов. В темноте у этой водоросли замедляется репродукция хлоропластов. В процессе деления клеток появляются особи, совершенно лишенные пластид. Такие организмы не способны к новообразованию пластид. Известно, что формирование и репликация хлоропластов у *Euglena gracilis* могут быть временно ингибированы, если ее клетки выращиваются при сублетальных температурах или подвергаются воздействию некоторых антибиотиков и ультрафиолетового облучения в нелетальных дозах (см. Schiff, Epstein, 1966; Pel van и др., 1973). Специальные опыты (Pringsheim E. G., O. Pringsheim, 1952) показали, что в ходе последующих клеточных делений число хлоропластов в клетке прогрессивно уменьшается вплоть до того, что они полностью элиминируются в некоторых клетках после ряда генераций. Когда восстанавливалась нормальная температура и создавалась возможность возобновления репликации пластид, бесцветные клетки неизменно давали начало «обесцвеченным» клонам, в то время как из клеток, в которых к концу опыта сохранилась часть интактных хлоропластов, развивались нормальные культуры из зеленых клеток. Если бы существовала возможность образования пластид de novo, то в условиях данного эксперимента должна была появиться новая «популяция» хлоропластов. Однако обесцвеченные клетки были неспособны к формированию новых хлоропластов и образовывали необратимо бесцветные расы. Это пока единственное наблюдение имеет огромное значение для всей обсуждаемой проблемы, так как доказывает непрерывность хлоропластов у *Euglena*. Несмотря на то что механизм обесцвечивания, вызываемого указанными выше физическими и химическими факторами, пока неясен и, видимо, не всегда одинаков (Gibor, Granick, 1962, 1964; Pel van и др., 1973), материалы этих экспериментальных работ говорят не в пользу гипотезы новообразования пластид.

Имеется одна работа, данные которой (George, 1968) интерпретируются автором как доказательство возможности новообразования хлоропластов. Он наблюдал позеленение листьев, формирующихся в почке, обработанной сублетальными дозами гербицида 3-амино-1, 2,4-триазола, спустя 4—5 недель после того, как ее первые листья стали совершенно бесцветными из-за полной дезинтеграции пластид. Исходным материалом для новообразования пластид автор считает ДНК разрушенных хлоропластов, которая остается интактной, также как цитоплазма и ядро обработанных гербицидом клеток. Однако если данные и верны, то и они, по нашему мнению, не противоречат концепции непрерывности пластид, так как именно пластидная ДНК (а не ядерная ДНК или какой-либо другой непластидный материал) обеспечивает восстановление пластид, разрушенных действием гербицидов.

Наряду с цитологической «автономией» пластидам свойственна и относительная генетическая и биохимическая «автономия».

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И БИОХИМИЧЕСКАЯ ПОЛУАВТОНОМИЯ ПЛАСТИД

Первые данные о существовании полуавтономных наследственных элементов в пластидах были получены при выявлении наследования дефектов пластид, не согласующегося с правилами менделевской генетики (подробнее об этом см.: Лобашев, 1967; Kirk, Tilney-Bassett, 1967; Hagemann, 1968, 1971; Haskins и др., 1971; Tewari, 1971; Walles, 1971; Wild, Schwahn, 1973).

Предположение, что пластиды содержат по крайней мере часть генетической информации, которая определяет их природу, было высказано на основании именно этих генетических данных. Дальнейшие (биохимические и цитологические) исследования показали, что пластиды действительно содержат ДНК и РНК, обладающие рядом специфических свойств, которые в них же синтезируются и реплицируются.

Наличие в пределах одной так называемой смешанной клетки («Mischzelle», «mixed cell») пластид (или митохондрий) со специфическими и наследуемыми различиями между ними также давно рассматривается многими исследователями как доказательство, что пластидам свойственна генетическая непрерывность и что они являются носителями относительно независимой генетической информации. Имеются и некоторые попытки объяснить образование таких смешанных клеток. Существует понятие «отмешивание пластид» (Ригер, Михаэлис, 1967 : 295). Это «образование зелено-бело-пегими растениями, содержащими специфически различные пластиды, яйцеклеток трех типов: только с зелеными, только с белыми и смешанными (зелеными и белыми) пластидами. Из яйцеклеток с зелеными и белыми пластидами вырастают зеленые и белые растения, из яйцеклеток со смесью пластид двух типов — пегие».

Впервые механизм наследственной передачи пестролистности попытался объяснить Баур (Baur, 1909). Он предположил, что в оплодотворенной яйцеклетке пестролистных растений имеются пластиды двух генетически различных типов — нормальные (зеленые) и мутантные (хлорозные), и что появляющиеся в ходе дифференциации тканей группы клеток, содержащие пластиды одного типа, возникают в результате случайного отмешивания пластид при клеточных делениях.

Эта гипотеза позднее была поддержана Реннером (Renner, 1934, 1936) и постепенно, по мере накопления фактов о существовании таких смешанных клеток, стала находить новых приверженцев (см. Maly, Wild, 1956; Gibor, 1967б; Палилова и др., 1972; Wild, Schwahn, 1973). В качестве иллюстрации этого явления можно привести наблюдение Виселинга (Wisselingh, 1920, — цит. по: Granick, 1961), которое используется как доказательство наследственной индивидуальности пластид. У одного из видов *Spirogyra* Виселинг обнаружил в одной и той же вегетативной клетке аномальный хлоропласт наряду с нормальными. Этот аномальный хлоропласт был лишен пиреноидов и крахмальные зерна были рассеяны в нем, а не сконцентрированы, как при наличии пиреноидов. При делении клетки аномальный хлоропласт делился вместе с нормальными и продукты его деления попадали в дочернюю клетку. Если бы аномалия этого хлоропласта была вызвана каким-либо изменением в ядре или цитоплазме, оно должно было бы сказаться на всех хлоропластах клетки. Но поскольку это не так, есть основание полагать, что хлоропласты обладают механизмами репликации и факторами поддержания своей фенотипической индивидуальности. Грейник (Granick, 1961 : 491) отмечает далее: «В противоположность более мелким цитоплазматическим гранулам, таким как митохондрии, у пластид легко могут быть замечены важные физические и химические различия (даже в пределах одной и той же клетки), такие, как изменения в размере или форме и наличие или отсутствие хлорофиллов, каротиноидов и крахмала». Однако Аверс с сотрудниками (Avers и др., 1965) с помощью цитохимического теста на цитохромоксидазу (диамин) продемонстрировал различия и внутри хондриома на примере одной дрожжевой клетки. Они обнаружили, что только некоторые митохондрии в клетке дают положительную реакцию на реактив, свидетельствующую об активности цитохромоксидазы.

Несмотря на то что уже имеется много работ, подтверждающих наличие «смешанных» клеток (см. Сенченкова, 1973), высказываются убедительные аргументы за переоценку этих данных. Так, по мнению Гибора (Gibor, 1967б), наличие биохимических различий между органеллами еще не доказывает существования генетических различий между ними. Эти различия могут быть лишь фенотипическими, обусловленными раз-

ными физиологическими стадиями их развития. Надо сказать, что еще Рэндольф (Randolph, 1922), а позднее Корренс, Ветштейн (Correns, Wettstein, 1937) и Штурм (Sturm, 1938) выступили с критическим замечаниями по поводу интерпретации их современниками данных о смешанных клетках. По их мнению, не всегда учитывались возможные источники ошибок, а выводы были недостаточно обоснованными, поскольку в качестве критерия гетерогенности пластидома рассматривались лишь различия в окраске и размерах пластид.

Противники концепции Баура и его последователей (см. Randolph, 1922; Bell, 1970) высказывают сомнение в том, что в основе явления пестролистности лежит наличие в зиготе пестролистных растений пластид двух типов. Они считают вероятным, что для зигот этих растений характерны нормальные пропластиды. Лишь в ходе эмбриогенеза некоторые или все пластиды определенных клеток оказываются неспособными к дальнейшей дифференциации и пластидом становится неоднотипным. Изучение развития диморфных хлоропластов листа сорго также привело к заключению об их общем происхождении (Lee, Lommasson, 1972).

Интересен и следующий факт. Стюарт (Stewart, 1948) обнаружил, что в спорофите *Isoetes* меристематические клетки корня и листа содержат по одной пластиде (как и меристематические клетки многих бриофитов и птеридофитов). Деление единственной пластиды предшествует делению ядра. Перед клеточным делением эта пластида сильно удлиняется; дочерние пластиды расходятся к противоположным полюсам веретена деления. По мере дифференциации и увеличения размеров клетки ее пластида может делиться, что приводит к увеличению количества пластид. Дочерние пластиды становятся либо крахмалоносными лейкопластами запасных клеток, либо хлоропластами клеток листа.

Возражения противников гипотезы генетической неоднородности пластид хотя и имеют основания, но также нуждаются в подтверждении фактическим материалом. Между тем получены биохимические данные о функциональной гетерогенности митохондрий в клетках высших растений (Fletcher, 1972). Предполагается наличие двух популяций митохондрий: одна связана главным образом с дыханием (респираторные митохондрии), а другая — с образованием углеродных скелетов для последующего биосинтеза (синтетические митохондрии). Безусловно, подобная неоднородность органелл может быть результатом функциональной дифференциации мультипотентных пропластид и промитохондрий в ходе тканевой дифференциации. Но это уже особый вопрос, связанный с проблемой дифференциации клеток и тканей многоклеточного организма.

Гипотеза генетической активности пластид подтвердилась впоследствии доказательством наличия в них ДНК. Данные о наличии в хлоропластах ДНК, отличающейся по своим физическим и химическим свойствам от ядерной ДНК, получены уже во многих лабораториях мира (Iwamura 1960; Ris, Plaut, 1962; Baltus, Brachet, 1963; Bell, Mühlethaler, 1964б; Gibor, Granick, 1964; Kirk, 1966, 1971; Кирк, 1970; Granick, Gibor, 1967; Kirk, Tilney-Bassett, 1967; Werz, Kellner, 1968; Беридзе, Одинцова, 1969; Taylor, 1970б; Walles, 1971; Mlodzianowski, Wieczorek, 1973).

Пластиды содержат ДНК в форме безгистонных фибрилл, сходных по количественной и молекулярной организации с ДНК нуклеоплазмы бактерий. Наряду с биохимическими показателями присутствия ДНК в пластидах имеются доказательства, полученные в результате электронно-микроскопических и авторадиографических исследований (Ris, Plaut, 1962; Green, Burton, 1970; Sprey, Gietz, 1973; Wild, Schwahn, 1973 и др.).

Изучение элиминации хлоропластов у *Euglena* свидетельствует о наличии функционирующей генетической системы в хлоропластах этой водоросли. В 1964 г. была предложена гипотеза генетического механизма пластид и митохондрий (Gibor, Granick, 1964).

Имеются данные, что синтез ДНК в хлоропластах может происходить и в отсутствие ядра (Gibor, 1967a). Так, ДНК, выделенная из хлоропластов безъядерных фрагментов клеток *Acetabularia*, культивированных в атмосфере $C^{14}O_2$, содержала радиоактивный углерод. В таких безъядерных фрагментах клеток *Acetabularia* число хлоропластов за две недели возрастало в несколько раз (Shephard, 1965, — цит. по: Walles, 1971). У высших растений было обнаружено, что некоторые клетки молодых листьев могут включать H^3-тимидин в ДНК хлоропластов, когда отсутствовало его включение в ядра (см. обзоры: Walles, 1971; Wild, Schwahn, 1973).

Уже нет сомнений в том, что пластиды содержат эндогенный белоксинтезирующий аппарат, отличный от цитоплазматического: рибосомы, полирибосомы, различные типы транспортных РНК, информационную РНК и ферменты, активирующие аминокислоты. Это та область исследований, в которую очень большой вклад внесли Н. М. Сисакян и его сотрудники (1951, 1955, 1959, 1963, 1964, и др.). Синтез по крайней мере некоторых характерных для хлоропластов белков (рибосомальных, структурных) осуществляется с помощью ДНК хлоропластов (Börner, 1973). Размер этой ДНК достаточен для того, чтобы обеспечить кодирующей информацией более 1000 различных белков, содержащих до 200 аминокислот в своей первичной структуре. ДНК пластид содержит информацию для синтеза пластидной рибосомальной, а возможно также и для транспортной и информационной рибонуклеиновых кислот (Börner, 1973).

Предположение об участии ДНК хлоропластов в их метаболизме находит подтверждение в экспериментах с листьями табака, зараженными вирусом табачной мозаики. Из этих опытов следует, что ДНК хлоропластов служит источником информации для макромолекулярных синтезов этих органелл. В результате ряда исследований показано (например, Kirk, 1964а, б), что некоторые гены, контролирующие развитие структуры органелл, синтез пигментов и энзимов, некоторые фотосинтетические процессы, структуру рибосомальной РНК хлоропластов, могут рассматриваться как элементы генетического аппарата хлоропластов, а не ядра. Есть основания полагать, что функциональная активность хлоропластов находится не под прямым ядерным контролем, поскольку в изолированном состоянии они способны ко многим синтезам; так, in vitro они осуществляют восстановление CO_2 и синтез крахмала, включение аминокислот в белки, синтез РНК и ДНК.

Вместе с тем совершенно очевидно, что автономия пластид не абсолютна, что их развитие и функциональная активность контролируются не только внеядерными, но и ядерными факторами. Было подсчитано у водоросли *Acetabularia*, что количества ДНК хлоропласта недостаточно для кодирования синтеза всех его белков (Berger, 1967, — цит. по: Walles, 1971). Как отмечают Леви, Сикевиц (1971) и Уоллес (Walles, 1971), еще мало известны функции ДНК митохондрий и хлоропластов, какие именно звенья биосинтезов контролируются пластидной ДНК, может ли она кодировать синтез белков этих органелл так, как ядерная ДНК кодирует синтез клеточных белков. Полагают, что единственные белки, которые митохондрии могут синтезировать с помощью своих рибосом, ДНК и РНК, — это структурные белки мембран, образующих кристы; эти белки служат организаторами при самосборке липидов, ферментных и прочих белков, которые входят в состав мембранной структуры. Биохимические исследования показали, что митохондрии не способны синтезировать цитохром С, синтез которого происходит на рибосомах цитоплазмы, а также малатдегидрогеназу и каталазу. Из генетических данных также можно заключить, что ядерная, а не митохондриальная, ДНК несет информацию о синтезе других цитохромов.

Что касается хлоропластов водорослей и высших растений, то имеются данные, согласно которым формирование их внутренней мембранной системы зависит от белоксинтезирующих систем как хлоропластов, так и цитоплазмы (Hoober и др., 1969; Srivastava и др., 1971). Ряд пластид-

ных энзимов, рибосомальных и структурных белков закодирован в ядерной ДНК (Börner, 1973; Пиневич, и др., 1974) и синтезируется за пределами пластид на цитоплазматических рибосомах. По крайней мере три из многих ступеней биосинтеза хлорофилла находятся под контролем ядерных генов. Имеются данные, что многие ступени биосинтеза каротиноидов также контролируются скорее ядерными генами, чем пластидными.

Пластиды нуждаются в ряде простых растворимых метаболитов, таких как некоторые аминокислоты и тиамин. Возможно, что они поступают в пластиды из цитоплазмы (Walles, 1971). Деление хлоропластов и репликация их ДНК также находятся под ядерным контролем (Vanden и др., 1973). Имеются данные о зависимости развития пластид от внепластидных факторов (Wellburn A., F. Wellburn, 1973), которые согласуются со сведениями о том, что пластиды несут лишь часть информации для своего развития (Börner, 1973).

Итак, генетическая самостоятельность пластид ограничена, много ступеней образования важнейших компонентов этих органелл контролируются ядерными генами. Ядерный контроль, как считают некоторые исследователи, может осуществляться, например, благодаря действию активаторов или ингибиторов на пластом (Gibor, Granick, 1964). Возможна также миграция необходимой для синтезов (например, для синтеза пластидных пигментов и фотосинтетических энзимов) мРНК из ядра в пластиды, где, по всей вероятности, происходит синтез этих веществ (Walles, 1971).

Ответ на вопрос, какая именно информация заложена в ДНК пластид, еще не получен. Имеются лишь некоторые полученные на водорослях косвенные данные, что в пластидной ДНК находятся центры, контролирующие рибосомы (структуру рибосомальной РНК, а возможно также рибосомального белка пластид) и тимидинкиназу пластид (Tewari, Wildman, 1970; Wild, Schwahn, 1973). Существует корреляция между активностью ядра и пластид. Любые мутации, возникшие в генетическом материале одной органеллы, четко отражаются на функциях другой. Такие изменения в ядре, как мутации ядерных генов, потеря или разрушение хромосом, оказывают прямое действие на фенотип пластид. Вместе с тем ясно, что ядро не осуществляет полного контроля над поведением пластид. Если генетическая автономия пластид довольно ограничена, то степень их биохимической автономии значительна. Они синтезируют входящие в их состав хлорофиллы, каротиноиды и другие терпеноиды, липиды, многие (а возможно, и все) белки, и очень вероятно, — собственную ДНК. Пластиды синтезируют и некоторые виды их собственной РНК (Givan, Leech, 1971).

Полностью ли автономны митохондрии и хлоропласты, могут ли они существовать вне клетки? На этот вопрос следует ответить отрицательно, хотя и имеются данные о жизнедеятельности хлоропастов in vitro; для того чтобы эти органеллы могли нормально функционировать, им, видимо, требуются какие-то вещества, которые могут поставляться только другими частями клетки. Таким образом, правильнее называть пластиды полуавтономными органеллами, которые, по Леви и Сикевиц (1971 : 400), «подобно вирусам, способны к воспроизведению, но лишь в живой клетке... их генетическая непрерывность определяется чем-то в их собственной структуре, и только существование самих готовых органелл зависит от взаимодействия между ними и остальным содержимым клеток». Это и понятно, учитывая, что они являются элементами целостного организма. Уникальные по сравнению с другими органеллами клетки свойства пластид послужили толчком для создания оригинальной гипотезы их происхождения и эволюции — симбиогенеза. Этой гипотезе в самые последние годы посвящено огромное количество работ.

ГИПОТЕЗА СИМБИОТИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПЛАСТИД

Основные положения гипотезы симбиотического происхождения пластид и современная их аргументация подробно изложены в ряде обзоров (Кирк, 1970; Raven, 1970; Taylor, 1970б; Schnepf, Brown, 1971). Впервые представления о роли симбиоза в эволюции были выдвинуты К. С. Мережковским (1905а, б) и А. С. Фаминцыным (1907а, б) и получили дальнейшее развитие в работах многих русских ученых, в первую очередь Б. М. Козо-Полянского (1924), разрабатывавших концепцию симбиогенеза как одного из механизмов эволюции. В настоящее время уже многими исследователями разделяется мнение о существовании прямой эволюционной связи между свободноживущими автотрофными прокариотическими одноклеточными организмами — синезелеными водорослями (*Cyanophyta*) и хлоропластами клеток водорослей и высших растений. Предполагают, что в ходе эволюции зеленые прокариоты находили убежище внутри примитивных проэукариотических организмов и в конечном итоге стабилизировались в них как постоянные симбионты. Дальнейшее развитие привело к возникновению наследственного эндосимбиоза. Правда, Фаминцын, объясняя происхождение пластид на основе симбиогенеза, не разделял точку зрения Мережковского о происхождении пластид именно от синезеленых водорослей.

Эта гипотеза в последние годы была возрождена Рисом и Плаутом (Ris, Plaut, 1962) и получила в настоящее время довольно широкое признание (Терехин, 1965; Echlin, 1966; Edelman и др., 1967; Hall, Claus, 1967; Sagan, 1967; Goodenough, Levine, 1970; Margulis, 1970, 1971; Raven, 1970; Taylor, 1970б; Хахина, 1971, 1972, 1973а, б, в; Clowes, 1971; Lee, 1972; Белозерский, Медников, 1972; Белозерский и др., 1972; Тахтаджян, 1973; Пиневич и др., 1974, и др.).

Можно привести следующие доказательства в пользу гипотезы симбиотического происхождения хлоропластов.

1. Своеобразные свойства пластид как клеточных органелл

а) способность к полуавтономному росту и делению, которые лишь частично контролируются ядерной ДНК; образование только от предсуществующих пластид;

б) наличие в хлоропластах ДНК и РНК с рядом специфических свойств, которые синтезируются и реплицируются в них.

Имеются данные, что ДНК хлоропластов отличается от ядерной ДНК своим нуклеотидным составом, так, ДНК хлоропластов, видимо, не содержит метилированные производные обычных нуклеотидов. ДНК хлоропластов не содержит гистонов и связана с мембранами, в то время как в хромосомах эукариотов она связана с гистонами и не прикреплена к мембранам. ДНК хлоропластов обладают большей гомогенностью, чем ДНК ядер. Вся их ДНК практически присутствует в виде одной молекулы или очень небольшого числа молекул ДНК высокого молекулярного веса. Она характеризуется отсутствием хромосомной организации. ДНК хлоропластов как низших, так и высших растений, по всей вероятности, имеет форму линейных молекул в отличие от ДНК митохондрий (циклические молекулы). ДНК пластид по своей количественной и молекулярной организации подобна ДНК нуклеоплазмы бактерий (см. обзоры: Kirk, 1966; Антонов, 1969; Беридзе, Одинцова, 1969; Goodenough, Levine, 1970; Walles, 1971; Белозерский и др., 1972; Wild, Schwahn, 1973).

Таким образом, ДНК и РНК хлоропластов отличаются от ДНК и РНК ядра и цитоплазмы по своим физическим и химическим свойствам и структурным особенностям.

Реальные основы для предположения о филогенетическом родстве хлоропластов с синезелеными водорослями дал сравнительный анализ нуклеотидного состава ДНК некоторых видов синезеленых водорослей и ДНК хлоропластов некоторых видов зеленых водорослей (Пахомова, 1972), который выявил их сходство.

РНК, связанная с рибосомами хлоропластов, имеет меньшую константу седиментации, чем цитоплазматическая и ядерная РНК. С этим видимо, связана и разница в размерах пластидных и цитоплазматических рибосом (Jacobson и др., 1963; Brawerman, 1966; Raven, 1970; Hinchman, 1972). Рибосомы хлоропластов высших растений напоминают рибосомы прокариотов; они мельче цитоплазматических и ядерных рибосом эукариотов и отличаются от них также тем, что их способность включать аминокислоты в белки подавляется хлорамфениколом, как и в митохондриях. Последнее свойство связано с тем, что хлорамфеникол подавляет синтез не всех белков, а лишь тех, которые синтезируются на 70S рибосомах (Спирин, Гаврилова, 1968).

Теперь уже ясно, что рибосомы пластид и митохондрий принадлежат к типу 70S-частиц, подобно рибосомам бактерий и синезеленых водорослей, а ядерные и цитоплазматические рибосомы эукариотов — к типу 80S-частиц. Многочисленными исследованиями показано, что рибосомальная РНК пластид близка по скорости седиментации к рибосомальной РНК прокариотов, в то время как РНК цитоплазматических рибосом обладает более высокими коэффициентами седиментации. Исследования показывают значительные различия между белками рибосом хлоропластов и белками цитоплазматических рибосом. Имеются данные о различии свойств тРНК- и аминоацил-тРНК-синтетаз цитоплазматических структур и цитоплазмы эукариотов (см. Loening, Ingle, 1967; Спирин, Гаврилова, 1968; Беридзе, Одинцова, 1969);

в) способность к синтезу белка. Пластиды содержат эндогенный белок-синтезирующий аппарат, отличный от цитоплазматического. Синтез по крайней мере некоторых характерных для хлоропластов белков осуществляется с помощью их собственной ДНК (хлоропласты способны включать аминокислоты в белки in vitro). Однако ядерная ДНК, по данным Кирка (Kirk, 1966), в большей степени участвует в этих синтезах. От ядерных генов зависит биосинтез многих компонентов хлоропластов;

г) сходство с прокариотическими клетками по размерам (как правило, от 1 до 5 мкм);

д) наличие двумембранной оболочки; этим пластиды, как и митохондрии, отличаются от всех других клеточных органелл. Это обстоятельство очень любопытно. Оказывается, что все ДНК-содержащие клеточные органеллы окружены оболочкой из двух мембран. Ядро имеет внутреннюю мембрану (собственную), тесно связанную (через «поры») с наружной мембраной, которая составляет единое целое с мембранами гранулярной эндоплазматической сети. У митохондрий также имеется внутренняя мембрана с многочисленными кристами и наружная, которая сходна в биохимическом отношении с мембранами эндоплазматической сети. Внутренняя мембрана хлоропласта, возможно, переходит, не прерываясь, в мембраны гран, тогда как наружная окружает всю органеллу в целом. Таким образом, все органеллы, в матриксе которых присутствует ДНК, ограничены собственной мембраной и, кроме того, окружены одной общей клеточной мембраной.

2. В пользу гипотезы симбиотического происхождения хлоропластов говорят поразительные факты генетического, структурного и биохимического сходства хлоропластов с представителями *Cyanophyta* (Echlin, 1966; он же, 1967, 1968, — по Taylor, 1970б; Whitton и др., 1971; Пиневич и др., 1974), которые рассматриваются как гомологи хлоропластов эукариотической клетки.

3. В пользу этой гипотезы говорят также факты вступления синезеленых водорослей в симбиотические отношения с простейшими и другими организмами; в этих случаях водоросль ведет себя как хлоропласт, снабжая клетки организма-хозяина продуктами фотосинтеза (Geitler, 1959, — цит. по: Кирк, 1970).

Еще Б. М. Козо-Полянским (1924) был приведен довольно длинный перечень встречающихся в природе симбиозов между различными водорослями и такими группами животных, как корненожки, инфузории,

биченосцы, губки, кишечнополостные, черви-трематоды, а также кольчатые черви, коловратки, мшанки, иглокожие и мягкотелые. В настоящее время симбиозы водорослей друг с другом и с организмами самых различных систематических групп (от бактерий до многоклеточных животных и покрытосемянных растений) стали предметом всестороннего изучения (см. Голлербах, Седова, 1974). Некоторые эндосимбиозы непрерывно поддерживаются из поколения в поколение.

О принципиальной возможности симбиотического происхождения пластид говорят и многочисленные примеры захвата рядом беспозвоночных и даже позвоночных животных (Nass, 1969) хлоропластов из продуктов питания растительного происхождения и сохранения их жизнеспособности в некоторых клетках этих животных. Так, например, функционально-активные хлоропласты наблюдаются у инфузории Mesodinium rubrum (Taylor и др., 1969), в стенке желудка коловратки Ascomorpha ecaudis, в клетках пищеварительных желез ряда моллюсков из порядка Saccoglossa (см. Taylor, 1970б). Любопытно, что хлоропласты приурочены только к одному или двум типам клеток пищеварительной железы — к собственно пищеварительным клеткам.

Находясь в моллюсках, хлоропласты сохраняют способность к выделению кислорода и поглощению $HC^{14}O_3$ на свету. Поглощенный ими углерод обнаружен с помощью метода авторадиографии в тканях моллюсков (Ternch и др., 1969). В ассоциации моллюска Elysia viridis с хлоропластами водоросли *Codium fragile* (Sur.) Hariot. (Hinde, Smith, 1972) пластиды находились в функционально-активном состоянии по крайней мере 3 месяца на свету и 1 месяц в темноте при голодании. По данным электронно-микроскопического исследования такие хлоропласты являются интактными. Их переваривания не наблюдается даже при длительном голодании. Однако эти хлоропласты не передаются новому поколению, а приобретаются каждый раз заново.

4. Одним из косвенных доказательств симбиотического происхождения пластид являются результаты анализа данных изучения закономерностей размножения пластид в клетке, полученные Баттерфассом (Butterfass, 1973). По мнению некоторых исследователей (Honda и др., 1971; Kameya, 1972; Possingham, Smith, 1972; Possingham, 1973), деление пластид контролируется теми же факторами или условиями, которые управляют растяжением клетки. Однако Баттерфасс пришел к иному заключению. На основании выявленной им тесной корреляции между количеством ДНК в ядре и числом пластид в клетке он пришел к выводу, что размеры популяции пластид лимитируются не размерами клетки, а количеством ядерной ДНК. Достигнутое в эволюции эукариотической полипластидной клетки соотношение скоростей деления пластид и прохождения митоза, исключающее образование апластидных дочерних клеток, по его мнению, лучше всего может быть объяснено с позиций гипотезы симбиотического происхождения пластид.

5. Данные о действии антибиотиков — ингибиторов синтеза ДНК и белка на хлоропласты *Euglena gracilis*, вызывающих их необратимую утрату, подтверждают гипотезу об экзогенном происхождении этих органелл (Ebringer, 1972).

6. Наконец, само существование особой пластидной ДНК важно для объяснения происхождения пластид. Для биосинтеза новой ДНК требуется затравка ДНК (primer). Поэтому ДНК-содержащие пластиды, очевидно, должны формироваться из предсуществующих пластид. В клетках имеются другие ДНК-содержащие органеллы — ядра и митохондрии, но ДНК пластид химически отлична от ДНК других типов. В наследственном материале пластид могут происходить мутации, вызывающие их структурные и функциональные изменения.

Несмотря на то что гипотеза симбиотического происхождения пластид приобретает все больше сторонников, она не может еще быть возведена в ранг теории, так как имеется целый ряд трудностей на пути ее полного признания. Большое число ступеней образования важных ком-

понентов пластид контролируется ядерными генами. Это можно объяснить тем, что симбиотические клетки в процессе превращения в пластиды претерпели значительную эволюцию, в ходе которой их автономия была ограничена и часть генетического контроля их развития перешла к ядру клетки-хозяина. Каким образом эти наследственные единицы в процессе эволюции вошли в состав ядра? Возможно, что имел место перенос ДНК от пластид к ядрам. Но может быть, что сами ядерные гены в процессе эволюции приобрели функцию, ранее свойственную определенным пластидным наследственным единицам.

И то, и другое, пока трудно себе представить, так как молекулярная генетика еще далека от решения этих вопросов. Неудивительно, что встречаются попытки найти иное объяснение происхождения пластид, так же как и митохондрий (Allsopp, 1969; Bell, 1970; Taylor, 1970a; Stubbe, 1971; Wildman, 1971; Raff, Mahler, 1972). Некоторые авторы ограничиваются лишь констатацией имеющихся предположений об эволюции и происхождении хлоропластов, не присоединяясь ни к одному из них (Schiff, Epstein, 1966; Остроумов, 1973).

Вопрос о происхождении пластид теснейшим образом связан с проблемой эволюции эукариотической клеточной организации. Гипотезе симбиогенеза противопоставляются гипотезы происхождения эукариотической клетки непосредственно от прокариотической клетки особо продвинутого типа. Пластиды и митохондрии, согласно некоторым из этих представлений, могли возникнуть путем сложных локальных преобразований ограничивающей мембраны клетки (ее инвагинация, образование складок, последующие эвагинации участков клетки, содержащих эти мембранные структуры, и, наконец, их отделение от ограничивающей мембраны после вторичного обволакивания ею). Эта гипотеза также имеет ряд уязвимых моментов, главным из которых является трудность объяснения внедрения генома в эти органеллы.

Таким образом, по нашему мнению, гипотеза симбиотического происхождения пластид представляется наиболее убедительной, лучше всего аргументированной, подтверждаемой все новыми данными цитологических, эмбриологических, биохимических и генетических исследований. Как подчеркивает Маргулис (Margulis, 1971), одна из горячих сторонников концепции симбиогенеза, решающим аргументом в ее пользу теперь, когда имеется такой большой арсенал доказательств, может стать только эксперимент. Много лет посвятил экспериментальному доказательству гипотезы симбиотического происхождения хлоропластов еще один из ее основоположников — А. С. Фаминцын. Однако трудности подбора адекватных искусственных сред для поддержания нормального роста и функционирования хлоропластов вне клетки не преодолены и теперь, хотя первые обнадеживающие результаты уже получены (Giles, Sarafis, 1971; Potrykus, 1973). Хочется лишь заметить, что успешное культивирование тех или иных органелл эукариотической растительной клетки in vitro вряд ли можно рассматривать как наиболее веский аргумент в пользу концепции их симбиотического происхождения. Современная эукариотическая растительная клетка — продукт длительной эволюции, и даже если она является «симбиотическим комплексом» (по выражению А. С. Фаминцына), трудно рассчитывать на то, что ее компоненты сохранили способность к самостоятельному существованию. Они претерпели коренную перестройку, специализацию, став частями целостной, интегральной системы. Дополнительные доказательства в пользу концепции симбиотического происхождения пластид, как нам представляется, надо искать не в попытках добиться поддержания их жизни в искусственных условиях, а в дальнейшей расшифровке специфики их генетических, структурных и биохимических свойств.

ЗНАЧЕНИЕ ЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ПЛАСТИД СОВРЕМЕННОГО МНОГОКЛЕТОЧНОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Расшифровка путей эволюции пластид, приведших к огромному разнообразию структурной организации этих органелл в многоклеточном растительном организме, может дать дополнительный материал для решения вопроса о их происхождении. К сожалению, вопрос о филогенетическом развитии пластид и фотосинтетического аппарата еще очень слабо освещен (Stubbe, 1971; Tôyama, 1974). Не имея возможности подробно остановиться на характеристике различных типов пластид, ограничусь лишь их перечнем — хлоропласты, амилопласты, протеинопласты (алейронопласты), элайопласты, стеринохлоропласты, этиопласты, хромопласты и др. Такая структурная и функциональная дифференциации пигментсодержащих и бесцветных пластид, по нашему мнению, могла возникнуть лишь на основе хлоропласта с его полифункциональностью и собственным генетическим материалом, обеспечивающим возможность нехромосомных мутаций в самих пластидах. Эти мутации, ведущие к гетерогенности пластидома, могли быть сопряжены с процессами дифференциации и специализации тканей. Сложные онтогенетические взаимоотношения пластид, часто встречающиеся случаи трансформации бесцветных пластид отдельных типов в хлоропласты как in situ, так и в эксперименте, служат подтверждением того, что лейкопласты — это продукт эволюции хлоропласта.

В литературе довольно широко обсуждается вопрос о взаимоотношениях пластид в онтогенезе. Существуют две противоположные точки зрения. Согласно одной — пластиды различных типов способны к взаимопревращению, т. е. возможен так называемый обратный метаморфоз (Schimper, 1883; Матиенко и др., 1967; Clowes, Juniper, 1968; Nougarède, 1969). Согласно другому представлению, имеет место однонаправленный монотропный онтогенез (Granick, 1961; Frey-Wyssling, 1967; Чеботарь, 1969; Mühlethaler, 1971); пластида в процессе своего развития последовательно проходит через различные известные типы структурной организации, а конечной формой является стадия хромопласта — стадия дегенерации. Эту точку зрения разделяют и японские исследователи Тояма и Фуназаки (Tôyama, Funazaki, 1971), называя наблюдающиеся изменения в структуре пластид однонаправленным линейным метаморфозом.

Каждая из предложенных перечисленными авторами схем классификации онтогенетических взаимоотношений пластид вызывает те или иные возражения; в них либо не отражено все многообразие пластид (схемы Шимпера, Нугаред, Фрей-Висслинга), либо хромопласт рассматривается лишь как конечная стадия развития пластид других типов (схемы Шимпера, Фрей-Висслинга, Мюлеталера), в то время как есть основания считать, что он является одним из типов дифференцированных, выполняющих определенную функцию пластид; наконец, учитываются не все известные в литературе многочисленные примеры взаимных онтогенетических трансформаций пластид. Нам представляется, что графически изображаемые на предлагаемых схемах процессы являются прежде всего процессами дифференциации пластид в онтогенезе, в котором нужно различать первичную дифференциацию (от ювенильных форм) и вторичную дифференциацию, связанную со сменой функций дифференцированных пластид, так называемый обратный метаморфоз. Способность пластид ко вторичной дифференциации говорит, во-первых, об их генетическом родстве и, во-вторых, показывает степень унаследованной теми или иными специализированными пластидами полифункциональности исходного хлоропласта.

Большой интерес в связи с этим представляют данные изучения ультрамикроскопической структуры хлоропластов зародыша покрытосемянных растений, характеризующихся наряду с другими специфическими чертами амебоидной формой (Жукова, Яковлев, 1966; Жукова, 1972, 1974;

Яковлев, Жукова, 1973). Как известно, типичные фотосинтезирующие хлоропласты мезофилла характеризуются линзовидной формой. Амебоидные же хлоропласты развивающегося зародыша, а также некоторых других неспециализированных к фотосинтезу тканей взрослого растения и даже некоторых клеток листа, надо полагать, выполняют, подобно лейкопластам (обладающим, кстати, также амебоидной формой), иные, не связанные с поглощением световой энергии синтетические функции (об этом свидетельствует наличие в них, наряду с ламеллярной, также трубчатой мембранной системы различных типов, всевозможных инвагинаций оболочки пластид и ее внутренней мембраны и других черт, свойственных лейкопластам). Приобретение лейкопластами и хлоропластами зародыша амебоидной формы связано, по-видимому, с необходимостью увеличения площади контакта этих органелл с окружающей цитоплазмой за счет увеличения поверхности внешних мембран.

Линзовидная форма хлоропласта мезофилла, способствующая более эффективному улавливанию световой энергии, — продукт его узкой специализации к фотосинтезу. Интересно, что и у современных водорослей, вступающих в симбиотические отношения с другими организмами, например с беспозвоночными, вслед за редукцией клеточной стенки наблюдается появление пальцеобразных выростов, т. е. амебоидной формы.

Хлоропласты зародыша покрытосемянных растений, сочетающие в себе черты хлоропластов и лейкопластов, представляются переходными формами в ряду эволюционной трансформации исходного полифункционального хлоропласта в лейкопласт, который специализировался к выполнению отдельной или нескольких синтетических функций, не связанных с использованием световой энергии (синтез вторичного крахмала, запасных белков, липидов, пигментов и др.).

Таким образом, на наш взгляд, имеется достаточно оснований полагать, что все известные в настоящее время типы пигментсодержащих и бесцветных пластид ведут свое начало от хлоропластов. Если это так, тогда сам процесс филогенетического развития пластид может служить подтверждением их симбиотического происхождения; между тем с позиций гипотезы генезиса пластид из ограничивающей мембраны очень трудно объяснить, почему первоначально шел процесс формирования именно хлоропластов, а не хлоропластов и лейкопластов одновременно. Приобретение бесцветными протоэукариотическими клетками готовых фотосинтетических систем путем вступления в симбиотические отношения с зелеными прокариотами должно было дать им в начале становления новых растительных форм большое преимущество по сравнению с постепенным формированием собственного фотосинтетического аппарата.

Для подтверждения гипотезы симбиотического происхождения хлоропластов большое значение имеют дополнительные данные, свидетельствующие о непрерывности пластид. Большую роль в этом отношении может сыграть эмбриология растений, так как необходимо проследить последовательный ход преобразований пластид в процессе споро- и гаметогенеза. Пока ботаники располагают лишь отрывочными сведениями по этому вопросу. Результаты скрещивания растений *Pelargonium zonale* с нормальными и мутантными пластидами свидетельствуют о том, что значение пластидного аппарата в развитии зародыша растений трудно переоценить. В потомстве целого ряда комбинаций наблюдалось подавление развития полученных гибридов (Tilney-Bassett, 1970б). Автор этих исследований пришел к заключению, что даже многие чисто генетические проблемы не могут быть разрешены без достаточной информации о поведении пластид при оплодотворении и в ходе раннего эмбрио- и эндоспермогенеза. Эти данные со всей очевидностью свидетельствуют об особом положении пластидома в системе растительного организма.

Таким образом, высказанная на основе изучения пластидокинеза, идущего параллельно с кариокинезом, гипотеза симбиотического происхождения пластид оказалась чрезвычайно плодотворной и стимулировала интереснейшие работы в области цитологии, генетики, биохимии

и эволюционной теории. Достигнутые успехи снискали ей широкое признание. Дальнейшее, более углубленное изучение структуры пластид, их дифференциации и дедифференциации в онтогенезе, окончательная расшифровка процесса передачи пластид новым поколениям в ходе полового воспроизведения помогут, по нашему мнению, преодолеть последние трудности на пути признания гипотезы симбиотического происхождения пластид, познания путей их эволюции.

Пользуюсь случаем, чтобы выразить свою благодарность научным сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Д. И. Сапожникову, Е. А. Мирославову и Т. В. Седовой за критический просмотр рукописи статьи и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев Ю. М., А. А. Гуламов. (1972). К вопросу о происхождении пластид и митохондрий. Инст. генет. и селекц. АН АзССР, Баку. (Рукопись депонирована в ВИНИТИ № 4284—72, 11 IV 1972). — Александров В. Г. (1950). К вопросу о возникновении зеленых пластид в растительных клетках. Бот. ж., 35, 5. — Антонов А. С. (1969). Строение ДНК и положение организмов в системе. Усп. совр. биол., 68, 3. — Белозерский А. Н., А. С. Антонов, Б. М. Медников. (1972). Вступительная статья. В сб.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М. — Белозерский А. Н., Б. М. Медников. (1972). Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М. — Беридзе Т. Г., М. С. Одинцова. (1969). Дезоксирибонуклеиновая кислота цитоплазматических структур: пластид и митохондрий. Усп. биол. хим., 10. — Бреславец Л. П. (1963). Современное представление о происхождении пластид. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Герасимова-Навашина Е. Н., В. А. Гуляев. (1973). Некоторые данные об ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. после опыления. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 89 : 14—20. — Голлербах М. М., Т. В. Седова. (1974). Симбиоз у водорослей. Бот. ж., 59, 9. — Жукова Г. Я. (1972). О форме хлоропластов зародыша некоторых видов покрытосеменных растений и ее значении. Бот. ж., 57, 3. — Жукова Г. Я. (1974). Электронномикроскопическое исследование хлоропластов семядолей зародыша *Tilia platyphyllos* Scop. Матер. к III Всес. симпозиуму по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Петрозаводск : 147—149. — Жукова Г. Я., М. С. Яковлев. (1966). Электронномикроскопическое исследование хлоропластов зародыша *Nelumbo nucifera* Gaertn. Бот. ж., 51, 11. — Кирк Дж. Т. О. (1970). Автономия пластид. В сб.: Функциональная биохимия клеточных структур. М. : 39—51. — Козо-Полянский Б. М. (1924). Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. — (Курсанов Л. И.) Kurssanow L. (1912). Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora (Jena), 104, 1. — Леви А., Ф. Сикевиц. (1971). Структура и функции клетки. — (Левицкий Г. А.) Lewitsky G. A. (1910). Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 28, 10. — (Левицкий Г. А.) Lewitsky G. A. (1911). Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis* Michx. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 29 : 697—703. — Лобашев М. Е. (1967). Генетика. — Любименко В. Н. (1916). О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. имп. Акад. наук, 8 сер., 33, 12. — Любименко В. Н. (1917). К вопросу о физиологической самостоятельности пластид. Ж. Русск. бот. общ., 2. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Матиенко Б. Т., С. М. Салинский, В. К. Соловей. (1967). Факты, указывающие на возможность превращения каротиноидопластов (хромопластов) в хлоропласты. Матер. ко II Всес. симпозиуму по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Киев : 85—89. — (Мережковский К. С.) Mereschkowsky C. (1905a). Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl., 25, 18. — (Мережковский К. С.) Mereschkowsky C. (1905б). Nachtrag zu meiner Abhandlung: Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl., 25, 21. — Навашин С. Г. (1916). Принцип преемственности и новые методы в учении о клетке высших растений. Ж. Русск. бот. общ., 1, 1—2. — Онищенко Л. И. (1960). К вопросу об образовании зеленых пластид. Укр. бот. ж., 17, 4. — Остроумов С. А. (1973). О чем говорит сходство митохондрий, хлоропластов и прокариотов. Природа, 3 : 21—29. — Палилова А. Н., Е. И. Люлькина, О. Г. Давыденко. (1972). Генетический эффект акридиновых красителей в отношении ультраструктуры хлоропластов. ДАН БССР, XVI, 8. — Пахомова М. В. (1972). ДНК водорослей. В сб.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М. — Пиневич В. В., Т. Р. Сойдла, С. Б. Иванова, Т. П. Левитина и А. А. Липская. (1974). Происхождение фотосинтетических систем эукариотов (к вопросу о симбиотической гипотезе возникновения хлоропластов). Цитология, 16, 2. — Плиско М. А. (1971). Электронномикроскопические исследования особенностей мегагаметогенеза у *Calendula officinalis* L. Бот. ж., 56, 5. — Поддубная-Арнольди В. А. (1959). Культура семяпочек некоторых орхи-

дей на искусственной питательной среде. ДАН СССР, 125, 1. — П о л у н и н а Н. Н. (1961). Хлоропласты в генеративных клетках пыльцевого зерна. Морфогенез растений, II. М. — Р и г е р Р., А. М и х а э л и с. (1967). Генетический и цитогенетический словарь. — С а в ч е н к о М. И. (1960). Структурные особенности хлоропластов семенных растений. Бот. ж., 45, 7. — С а в ч е н к о М. И. (1961). О морфогенезе хлоропластов высших растений. В сб.: Морфогенез растений, II. М. — С е м е н о в а Г. А., В. Г. Л а д ы г и н, С. В. Т а г е е в а. (1974). Ультраструктурное изучение хлоропластов зиготы *Chlamydomonas*. Матер. III Всес. симпозиума по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Петрозаводск : 183—184. — С е н ч е н к о в а Е. М. (1973). Развитие представлений об автономии хлоропластов. В сб.: Из истории биологии, 4. — С и с а к я н Н. М. (1951). Ферментативная активность протоплазменных структур. — С и с а к я н Н. М. (1959). Химические свойства и биохимические особенности хлоропластов. В сб.: Проблемы фотосинтеза. М. — С и с а к я н Н. М. (1964). Хлоропласты и синтез белка. В сб.: Молекулярная биология. Проблемы и перспективы. М. — С и с а к я н Н. М., М. С. М е л и к - С а р к и с я н. (1963). Некоторые особенности белков фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих пластид растений. Физиол. раст., 10, 1. — С и с а к я н Н. М., И. И. Ф и л и п п о в и ч. (1955). О синтезе белка в изолированных хлоропластах. ДАН СССР, 102, 3. — С п и р и н А. С., Л. П. Г а в р и л о в а. (1968). Рибосома. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1973). Четыре царства органического мира. Природа, 2 : 22—32. — Т е р е х и н Э. С. (1965). Лишайники, их происхождение и роль симбиогенеза в эволюции. Наука и жизнь, 1 : 94—96. — Ф а м и н ц ы н А. С. (1907а). О роли симбиоза в эволюции организмов. Зап. Имп. Акад. наук, 8 сер., физ.-мат. отд., 20, 3. Тр. Бот. лабор. Имп. Акад. наук, 9. — (Ф а м и н ц ы н А. С.) F a m i n t z i n A. (1907б). Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Biol. Centralbl., 27, 12. — Ф и л и п п о в и ч И. И., Э. Н. С в е т а й л о, К. А. А л и е в. (1970). Свойства и особенности основных компонентов белоксинтезирующей системы хлоропластов. В сб.: Функциональная биохимия клеточных структур. М. — Ф р е й - В и с с л и н г А., К. М ю л е т а л е р. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Х а х и н а Л. Н. (1971). Проблема симбиогенеза в работах отечественных ученых. В сб.: Наука и техника, Л, 6. — Х а х и н а Л. Н. (1972). О значении интеграции единиц организменного уровня для эволюционного процесса. В сб.: Организация и эволюция живого. Л. : 88—92. — Х а х и н а Л. Н. (1973а). К истории учения о симбиогенезе. В сб.: Из истории биологии. М., 4 : 63—75. — Х а х и н а Л. Н. (1973б). Экспериментальные истоки учения о симбиогенезе (работы А. С. Фаминцына). В сб.: История и теория эволюционного учения, 1 : 129—141. — Х а х и н а Л. Н. (1973в). Теоретические истоки взглядов А. С. Фаминцына на роль симбиоза в эволюции организмов. В сб.: История и теория эволюционного учения, 1 : 142—149. — Ч е б о т а р ь А. А. (1969). Развитие и ультраструктура пластид злаковых. В сб.: Хлоропласты и митохондрии, М. : 122—145. — Я к о в л е в М. С., Г. Я. Ж у к о в а. (1973). Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем (хлоро- и лейкоэмбриофиты). — A l l s o p p A. (1969). Phylogenetic relationships of the procaryota and the origin of the eucaryotic cell. New phytologist, 68, 3. — A n d e r s o n L. E. (1936). Mitochondria in the life cycles of certain higher plants. Amer. J. Bot., 23, 7. — A v e r s C. J., M. W. R a n c o u r t, F. H. L i n. (1965). Intracellular mitochondrial diversity in various strains of *Saccharomyces cerevisiae*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 54, 2. — B a d e n h u i z e n N. P. (1962). Observations of the origin and multiplication of plastids. Cand. J. Bot., 40, 6. — B a l t u s R., I. B r a c h e t. (1963). Presence of deoxyribonucleic acid in the chloroplast of *Acetabularia mediterranea*. Biochim. Biophys. Acta, 76, 2—4. — B a u e r L. (1942). Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. Flora, 36, 1. — B a u r E. (1909). Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der «Varietates albomarginatae hort.» von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. induktive Abstammungs-u. Vererbungslehre, 1 : 330—351. — B a u r E. (1919). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 3 u. 4. Auflage. — B e l l P. R. (1966). Organelle in der Eizelle von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Naturwissenschaften, 53, 9. — B e l l P. R. (1970). Are plastids autonomous? In: Control of organelle development. Sympos. Soc. Exper. Biol., XXIV : 109—128. — B e l l P. R., A. F r e y - W y s s l i n g, K. M ü h l e t h a l e r. (1966). Evidence for the discontinuity of plastids in the sexual reproduction of a plant. J. Ultrastruct. Res., 15, 1—2. — B e l l P. R., K. M ü h l e t h a l e r. (1964а). The degeneration and reappearance of mitochondria in the egg cells of a plant. J. Cell. Biol., 20, 2. — B e l l P. B., K. M ü h l e t h a l e r. (1964б). Evidence for the presence of deoxyribonucleic acid in the organelles in the egg cells of *Pteridium aquilinum*. J. Molec. Biol., 8, 6. — B o g o r a d L. (1967). Biosynthesis and morphogenesis in plastids. In: Biochemistry of chloroplasts, 2 : 615—631. — B o n n o t E. J. (1965). Le plan d'organisation fondamentale de la spermatide de *Bryum capillare* (L.) Hedw. C. R. Acad. Sci., Paris, D 265 : 958. — B o p p - H a s s e n k a m p G. (1960). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Pollenschläuchen zweier Liliaceen. Zeitschr. Naturforsch., 15b 2. — B ö r n e r T. (1973). Struktur und Funktion der genetischen Information in den Plastiden. VI. Zur Funktion von Plastiden-DNA, Kern-DNA, plastidaler und cytoplasmaticher Proteinsynthese beim Aufbau der Chloroplasten — eine tabellarische Übersicht. Biol. Zentralbl., 92, 5. — B r a w e r m a n G. (1966). Nuclein acids associated with the chloroplasts of *Euglena gracilis*. In: Biochemistry of chloroplasts, London—New York, 1 : 301—317. — B u r g e s s J. (1970). Fine structure of a crystal-containing plastid in *Colchicum autumnale*. Planta (Berl.) 90, 1. — B u t t e r f a s s T. T. (1973).

ontrol of plastid division by means of nuclear DNA amount. Protoplasma, 76, 2. — ; a m e f o r t H. (1965). L'organisation du protoplasme dans la gamete femelle, ou ooshère du *Ginkgo biloba* L. J. Microscop., 4, 4. — C a m e f o r t H. (1966a). Étude en iicroscopie électronique du néocytoplasme des proembryons coenocytiques du *Pinus laricio* 'oir. var. *austriaca* (*P. nigra* Arn.) dout les noyaux ont émigré à la base de l'oosphère, :. R. Acad. Sci., D 263, 19. — C a m e f o r t H. (1966б). Observations sur les mitochondies et les plastes d'origine pollinique apres leur entrée dans une oosphère chez le Pin noir *Pinus laricio* Poir. var. *austriaca-P. nigra* Arn.). C. R. Acad. Sci., D 263, 15. — C a m e-o r t H. (1967a). Observations sur les mitochondries et les plastes de la cellule centrale t de l'oosphère du *Larix decidua* Mill. (*Larix europea* DC.). C. R. Acad. Sci., D 265, 18. — ; a m e f o r t H. (1967б). Fécondation et formation d'un néocytoplasme chez le *Larix ecidua* Mill. (*Larix europea* DC.). C. R. Acad. Sci., D 265 : 1784—1787. — C a m e-o r t H. (1968). Sur l'organisation du néocytoplasme dans les proembryons tétranuclées u *Larix decidua* Mill. (*Larix europea* DC.) et l'origine des mitochondries et des plastes e l'embryon chez cette espèce. C. R. Acad. Sci., D 266, 2. — C a m e f o r t H. (1970). 'articularités structurales du gamète femelle chez le *Cryptomeria japonica* D. Don. Fornation de complexes plastes — réticulum pendant la période de maturation du gamète. :. R. Acad. Sci., D 271, 1. — C a r n i e l K. (1972). Electronemikroskopische Analyse ler Pollenentwichlung von *Heleocharis palustris*. Österr. Bot. Ztg., 120, 3. — C a s s D. 1973). An ultrastructural and Nomarski-interference study of the sperms of barley. :anad. J. Bot., 51, 31. — C a v a l i e r - S m i t h T. (1970). Electron microscopic evilence for chloroplasts fusion in zygotes of *Chlamydomonas reinhardii*. Nature, 228, 5269. — ; h a r d a r d R. (1958). L'ultrastructure des grains de pollen d'Orchidées. Revue Cytol. Biol. vég., 19, 2. — C h a r d a r d R. (1962). Recherches sur les cellules-mères des nicrospores des Orchidées. Etude au microscope électronique. Revue Cytol. Biol. vég., :4, 1—2. — C h e s n o y L. (1967). Nature et évolution des formations dites «astéroides» le la cellule centrale de l'archégone du *Juniperus communis* L. Etude en microscopie photoique et électronique. C. R. Acad. Sci., D 264, 8. — C h e s n o y L. (1969a). Sur l'orijine du cytoplasme des embryons chez le *Biota orientalis* Endl. (Cupressacées). C. R.. Acad. Sci. Paris, D 268, 15. — C h e s n o y L. (1969б). Sur la participation du gamète nâle à la constitution du cytoplasme de l'embryon chez le *Biota orientalis* Endl. Revue Cytol. Biol. vég., 32, 3—4 : 273—282. — C h l o r o p l a s t e n - F u s i o n b e i Z y g o t e n v o n *Chlamydomonas*. (1971). Naturwiss. Rundschau, 1971, 24, 8. — ; h m i e l e v s k y V. (1890). Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder n den Zygoten der *Spirogyra* arten, Bot. Ztg., 48, 1—4. — C l o w e s F. A. L. (1971). Cell organelles and the differentiation of somatic plant cells. In: Results and problems in cell differentiation, 2. Origin and continuity of cell organelles. Berlin—Zürich : 323—342. — C l o w e s F. A. L., B. E. J u n i p e r. (1968). Plant cells. — C o c u c c i A. 1969). Embriologia de Orquideas. La megaspora de *Epidendrum scutella*. Kurtziana, 5 : 7—21. — C o c u c c i, A., W. A. J e n s e n. (1969a). Orchid embryology: megagametophyte of *Epidendrum scutella* following fertilization. Amer. J. Bot., 56, 6. — C o-c u c c i A. E., W. A. J e n s e n. (1969б). Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella*. Kurtziana, 5 : 23—38. — C o r r e n s C. (1909). Vererbungsversuche mit blass(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1 : 291—329. — C o r r e n s C., F. v. W e t t s t e i n. (1937). Nichtmendelnde Vererbung. In: Handbuch der Vererbungswissenschaft, II H. — C r a w l e y J. C. W. 1960). The development of proplastids in *Lupinus albus*. Proc. Europ. Region Conference on Electron Microscopy. Delft, 2 : 1047—1050. — C r a w l e y J. C. W. (1966). Some observations on the fine structure of the gametes and zygotes of *Acetabularia*. Planta, 69, 4. — D i b o l l A. G. (1964). The fine structure of the maize female gametophyte. Amer. J. Bot., 51, 6, pt. 2. — D i b o l l A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. Amer. J. Bot., 55, 7. — D i b o l l A. G., D. A. L a r s o n. (1966). An electron microscopic study of the mature megagame tophyte in *Zea mays*. Amer. J. Bot., 53, 4. — D i c k i n s o n H. G., J. H e s l o p - H a r r i-s o n. (1970). The behaviour of plastids during meiosis in the microsporocyte of *Lilium longiflorum* Thunb. Cytobios, 2, 6. — D i e r s L. (1963a). Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der generativen Zelle von *Oenothera hookeri* Torr. et Gray. Zeitschr. Naturforsch., 18b : 562—566. — D i e r s L. (1963б). Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der vegetativen Zelle im auskeimenden Pollenkorn von *Oenothera hookeri*. Zeitschr. Naturforsch., 18b, 12. — D i e r s L. (1965a). Elektronenmikroskopische Beobachtungen zur Archegoniumentwicklung des Lebermooses *Sphaerocarpus donnellii* Aust. Die Entwicklung des jungen Archegons bis zum Stadium der fertig ausgebildeten sekundären Zentralzelle. Planta, 66, 2. — D i e r s L. (1965б). Elektronenmikroscopische Untersuchungen über die Eizellbildung und Eizellreifung des Lebermooses *Sphaerocarpus donnellii* Aust. Zeitschr. Naturforsch., 20b : 795—801. — D i e r s L. (1966). On the plastids, mitochondria and other cell constituents during oogenesis of a plant. J. Cell. Biol., 28, 3. — D i e r s L. (1967a). Übertragung von Plastiden durch den Pollen bei *Antirrhinum majus*. Molec. Gener. Genetics, 100, 1. — D i e r s L. (1967б). Der Feinbau des Spermatozoids von *Sphaerocarpus donnellii*. Planta, 72 : 119. — D i e r s L. (1967b). On the behavior of the plastids during the development of the archegonium and the cell in an archegoniate plant. In: Le Chloroplaste; croissance et vieillissement, Paris. — D i e r s L. (1970). Origin of plastids: cytological results and interpretations including some genetical aspects. In: Control of organelle development. Sympos. Soc. Exper. Biol.,

XXIV : 129—146. — Ebringer L. (1972). Are plastids derived from prokaryotic microorganisms? Action of antibiotics on chloroplasts of *Euglena gracilis*. J. Gener. Microbiol., 71, 1. — Echlin P. (1966). The cyanophytic origin of higher plant chloroplasts. Brit. Phycol. Bull., 3, 1. — Edelman M., D. Swinton, J. A. Schiff, H. T. Epstein, B. Zeldin. (1967). Deoxyribonucleic acid of the blue-green algae (*Cyanophyta*). Bacter. Rev., 31, 4. — Eymé J. (1965). Recherches sur la constitution cytoplasmique de l'archéspore et du sac embryonnaire de *Lilium candidum* L. Botaniste, 48, 1—6. — Eymé J. (1966). Observations cytologiques sur l'archéspore et le sac embryonnaire de *Tulipa oculus-solis* St. Am. et *Tulipa silvestris* L. Botaniste, ser. 49, 1—6. — Fletcher J. S. (1972). Heterogeneous population of mitochondria in higher plant cells. Nature, 238, 5365. — Francini-Corti E., A. Fiordi-Cecchi. (1970). The behaviour of the cytoplasm during the megasporogenesis in *Paphiopedilum spicertanum* (Rchb. f.) Pfitzer. Caryologia, 23, 4. — Frey-Wyssling A. (1967). Ontogeny of chloroplasts. In: Le chloroplaste. Croissance et vieillissement. Paris: 17—20. — Genevès L. (1967). Sur le groupement des plastes et des mitochondries pendant la différenciation du spermatozoide de *Polytrichum formosum* (Bryacées). C. R. Acad. Sci, D 265, 22. — George K. (1968). Observations on the regeneration of plastids. Current Science, 37, 18. — Gibor A. (1967a). DNA synthesis in chloroplasts. In: Biochem. Chloropl. London—New York, 2 : 321—328. — Gibor A. (1967б). Phenotypic variations among chloroplasts of a single cell. Science, 155, 3760. — Gibor A., S. Granick. (1962). Ultraviolet sensitive factors in the cytoplasm that affect the differentiation of *Euglena* plastids. J. Cell. Biol., 15, 3. — Gibor A., S. Granick. (1964). Plastids and mitochondria: inheritable systems. Science, 145, 3635. — Giles K. L., V. Sarafis. (1971). On the survival and reproduction of chloroplasts outside the cell. Cytobios, 4, 13. — Givan C. V., R. M. Leech. (1971). Biochemical autonomy of higher plant chloroplasts and their synthesis of small molecules. Biol. Rev., 46, 4. — Godineau J. C. (1966). Ultrastructure du sac embryonnaire du *Crepis tectorum* L.: Les cellules du pole micropylaire. C. R. Acad. Sci., D 263. 12. — Godineau J. C. (1968). Ultrastructure des différents tissues de l'ovule du *Crepis tectorum* L. au moment de la prophase méiotique. Données sur le cytoplasme de la cellule—mère des mégaspores. C. R. Acad. Sci., D 266, 10. — Goodenough V. W., R. P. Levine. (1970). The genetic activity of mitochondria and chloroplasts. Sci. Amer., 223, 5. — Granick S. (1961). The chloroplasts: inheritance, structure and function. In: The cell, 2 : 489—602. New York and London. — Granick S., A. Gibor. (1967). The DNA of chloroplasts, mitochondria and centrioles. In: Progr. Nucleic Acid. Res. Mol. Biol. New York and London, 6 : 143—186. — Green B. R., H. Burton. (1970). *Acetabularia* chloroplast DNA: electron microscopic visualization. Science, 168, 3934. — Hagemann R. (1964). Allgemeine Erscheinungen bei der Plastidenvererbung. — Hagemann R. (1968). Das Plasma als Träger genetischer Information, Teil II. Biol. Rundschau, 6, 1. — Hagemann R. (1971). Struktur und Funktion der genetischen Information in den Plastiden. Biol. Zentralbl., 90 : 409—418. — Hall W. T., G. Claus. (1967). Ultrastructural studies on the cyanelles of *Glaucocystis nostochinearum* Itzigsohn. J. Phycol., 3, 1. — Haskins R. H., F. Constabel, L. Nesbitt, O. L. Gamborg. (1971). Plastid development in albino plants obtained from brome grass cell cultures by embryogenesis. Amer. J. Bot., 58, 5, 2. — Herich R., M. Bodàk. (1970). Development and structure of proplastids. Acta Facult. rerum natur. Univ. comenianae Physiol. plant., 1 : 127—139. — Heslop-Harrison J. (1968). Synchronous pollen mitosis and the formation of the generative cell in massulate orchids. J. Cell Sci., 3 : 457. — Hinchman R. R. (1972). The ultrastructural morphology and ontogeny of oat coleoptile plastids. Amer. J. Bot., 59, 8. — Hinde R., D. C. Smith. (1972). Persistence of functional chloroplasts in Elysia viridis (Opisthobranchia, Sacoglossa). Nature, 239, 88. — Hoefert L. L. (1969). Fine structure of sperm cells in pollen grains of *Beta*. Protoplasma, 68, 1/2 : 237—240. — Honda S. I., T. Hongladarom-Honda, P. Kwanyuen, S. G. Wildman. (1971). Interpretations on chloroplast reproduction derived from correlations between cells and chloroplasts. Planta, 97, 1. — Hoober J. K., P. Siekevitz, G. E. Palade. (1969). Formation of chloroplast membranes in *Chlamydomonas reinhardii* y—1. Effects of inhibitors of proteins synthesis. J. Biol. Chem., 244, 10. — Israel H. W., Y. Sagawa. (1964). Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. II. Fine structure of the nucellar and archesporial phases. Caryologia, 17, 2. — Israel H. W., T. Sagawa. (1965). Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. III. Fine structure of meiotic prophase I. Caryologia, 18, 1. — Iwamura T. (1960). Distribution of nucleic acids among subcellular fractions of *Chlorella*. Biochem. Biophys. Acta, 42, 1. — Jacobson A. B., H. Swift, L. Bogorad. (1963). Cytochemical studies concerning the occurrence and distribution of RNA in plastids of *Zea mays*. J. Cell Biol., 17, 3. — Jensen W. A. (1965). The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. J. Bot., 52, 8. — Jensen W. A. (1968). Cotton embryogenesis: the zygote. Planta, 79, 41. — Jensen W. A., D. B. Fisher. (1968a). Cotton embryogenesis: the sperm. Protoplasma, 65, 3. — Jensen W. A., D. B. Fisher. (1968б). Cotton embryogenesis: the entrance and discharge of the pollen tube in the embryo sac. Planta, 78, 2. — Jensen W. A., D. B. Fisher, M. E. Ashton. (1968). Cotton embryogenesis: the pollen cytoplasm. Planta, 81, 2. — Kameya T. (1972). Cell elongation and division of chloroplasts. J. Exper. Bot., 23, 74. — Kirk J. T. O. (1964a). Studies on RNA synthesis in chloroplast preparations. Biochem. Biophys. Res. Communic., 16, 3. — Kirk J. T. O. (1964б). DNA-dependent

RNA synthesis in chloroplast preparations. Biochem. Biophys. Res. Communic., 14, 4. — Kirk J. T. O. (1966). Nature and function of chloroplast DNA. In: Biochemistry of chloroplasts. London—New York, 1 : 319—340. — Kirk J. T. O. (1971). Will the real chloroplast DNA please stand up. In: Autonomy and biogenesis of mitochondria and chloroplasts. A symposium spons. by International union of biochemistry Ia. o. I. Amsterdam—London : 267—276. — Kirk J. T. O., R. A. E. Tilney-Bassett. (1967). The plastids: their chemistry, structure, growth and inheritance. — Küster E. (1956). Die Pflanzenzelle. — Larson D. A. (1965). Fine-structural changes in the cytoplasm of germinating pollen. Amer. J. Bot., 52, 2. — Lee R. E. (1972). Origin of plastids and the phylogeny of algae. Nature, 237, 5349. — Lee K. W., R. C. Lommasson. (1972). Differentiation of proplastids in *Sorghum bicolor*. Amer. J. Bot., 59, 6, pt. 2. — Loening U. E., J. Ingle. (1967). Diversity of RNA components in green plant tissues. Nature, 215, 5099. — Maly R., A. Wild. (1956). Ein cytologischer Beitrag zur Entmischungstheorie verschiedener Plastidensarten. Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 87, 3. — Mangenot G. (1938). Sur les ooshpères les tubes polliniques et la fécondation chez le Pin maritime. C. R. Acad. Sci., 206, 5. — Margulis L. (1970). Origin of eukaryotic cells. New Hawen and L., yale Univ. Press. — Margulis L. (1971). Symbiosis and evolution. Sci. Amer., 225, 2. — Maruyama K. (1966). Behaviour of membrane system in the cell during cell divisions of microsporogenesis in *Tradescantia paludosa*. II. a. III. Cytologia, 31. — Menke W., B. Fricke. (1964). Beobachtungen über die Entwicklung der Archegonien von *Dryopteris filix-mas*. Zeitschr. Naturforsch., 19b, 6. — Meyer A. (1883). Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Ein Beitrag zur Kenntniss der Chlorophyllkornes der Angiospermen und seiner Metamorphosen. Leipzig. — Mikulska E., B. Rodkiewicz. (1967). Ultrastructure of the maturating embryo sac of *Lilium regale*. Acta Soc. Bot. Polon., XXXVI, 3. — Mlodzianowski F., W. Wieczorek. (1973). DNA configuration in chloroplasts of *Brassica oleracea* var. *gongylodes* and *Petroselinum sativum*. Biochem. Physiol. Pflanzen., 164, 4. — Mühlethaler K. (1971). The ultrastructure of plastids. In: Structure and function of chloroplasts, Berlin—Heidelberg—New York : 7—34. — Mühlethaler K., P. Bell. (1962). Untersuchungen über die Kontinuität von Plastiden und Mitochondrien in der Eizelle von *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Naturwissenschaften, 49, 3. — Mühlethaler K., A. Frey-Wyssling. (1959). Entwicklung und Struktur der Proplastiden. J. Biophys., Biochem. Cytol., 6, 3. — Nass M. M. K. (1969). Uptake of isolated chloroplasts by mammalian cells. Science, 165, 3898. — Newcomb E. H. (1967). Fine structure of proteinstoring plastids in bean root tips. J. Cell Biol., 33, 1, pt. 1. — Newcomb W. (1973). The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. Canad. J. Bot., 51, 5. — Newcomer E. H. (1946). Concerning the duality of the mitochondria and the validity of the osmiophilic platelets in plants. Amer. J. Bot., 33, 8. — Newcomer E. H. (1951). Mitochondria in plants. II. Bot. Rev., 17, 2. — Noack K. L. (1921). Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Zeitschr. Bot., 13, 1. — Nougarède A. (1969). Biologie végétale. I. Cytologie. — Paolillo D. J. Jr. (1964). Ultrastructural studies on the plastids of the sporophyte of *Polytrichum*. Amer. J. Bot., 51, 6, pt. 2. — Paolillo D. J. (1969). The plastids of *Polytrichum*. II. The sporogenous cells. Cytologia, 34, 1. — Paolillo D. J., G. L. Kreitner, J. A. Reighard. (1968). Spermatogenesis in *Polytrichun juniperinum*. I. The origin of the apical body and the elongation of the nucleus. Planta, 78 : 226. — Pel B. van, R. Bronchart, F. Kebersand, C. Cocito. (1973). Structure and function of cytoplasmic organelles in transiently and permanently bleached *Euglena*. Exper. Cell Res., 78, 1. — Possingham J. V. (1973). Chloroplast growth and division during the greening of spinach leaf discs. Nature, new biol., 245, 142. — Possingham J. V., J. W. Smith. (1972). Factors affecting chloroplast replication in spinach. J. Exper. Bot., 23, 77. — Potrykus I. (1973). Transplantation of chloroplasts into protoplasts of *Petunia*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 70, 4. — Pringsheim E. G., O. Pringsheim. (1952). Elimination of chromatophores and eye-spots in *Euglena gracilis*. New Physiologist, 51, 1. — Raff R. A., H. R. Mahler. (1972). The nonsymbiotic origin of mitochondria. Science, 177, 4049. — Randolph L. F. (1922). Cytology of chlorophyll types of maize. Bot. Gaz., 73, 5. — Rassel A. (1970). Morphologie ultrastructurale comparée de quelques types de cellules. Natur. belg., 51, 2. — Raven P. H. (1970). A multiple origin for plastids and mitochondria. Science, 169, 3946. — Renner O. (1934). Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Sächs. Akad. Wiss. math-phys. Kl., 86 : 241—266. — Renner O. (1936). Zur Kenntniss der nichtmendelenden Buntheit der Laubblätter. Flora, 130 : 218—290. — Rice H. V., W. M. Laetsch. (1967). Observations on the morphology and physiology of *Marsilea* sperm. Amer. J. Bot., 54, 7. — Ris H., W. Plaut. (1962). Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*. J. Cell Biol., 13, 3. — Robert D. (1972a). Le gamétophyte femelle de *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. III. Ultrastructure et dévelopment des archégones. Revue Cytol. Biol. vég. 35, 3—4. — Robert D. (1972б). Le gamétophyte femelle de *Selaginella denticulata* (L.) Spring. Revue Cytol. Biol., vég., 35, 3—4. — Rosen W. G., S. R. Gawlik, W. V. Dashek, K. A. Siegesmund. (1964). Fine structure and cytochemistry of *Lilium* pollen tubes. Amer. J. Bot., 51, 5. — Ruhland W., K. Wetzel. (1924). Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschlaüchen. Ber. Deutsch. bot. Ges., 42 : 3—14. — Sagan L. (1967). On the

origin of mitosing cells. J. Theoret. Biol., 14, 3. — S a g e r R. (1967). Cytoplasmic genes and organelle formation. In: Formation and fate cell organelles. New York—London : 317—334. — S a s s e n M. M. (1964). Fine structure of *Petunia* pollen grain and pollen tube. Acta bot. Néerlandica, 13, 2. — S c h i f f J. A., H. T. E p s t e i n. (1966). The replicative aspect of chloroplast continuity in *Euglena*. In: Biochemistry of chloroplasts. London—New York, 1 : 341—353. — S c h i m p e r A. F. W. (1883). Über die Entwicklung der Chlorophyllkörper und Farbkörper. Bot. Ztg., 41, 7—10. — S c h i m p e r A. F. W. (1885). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. Wissensch. Bot., 16, 1/2. — S c h m i t z F. (1882). Die Chromatophoren der Algen. Verhandl. Naturhist. Vereines Preuss. Rheinl. Westphalens, 40 : 1—180. — S c h n e p f E., R. M. B r o w n. (1971). On relationships between endosymbiosis and the origin of plastids and mitochondria. In: Results and problems in cell differentiation, 2. Origin and continuity of cell organelles. Berlin—Zürich : 299—322. — S c h ö t z F., L. D i e r s, P. R ü f f e r. (1971). Abgabe von Plastidenteilen in das Cytoplasma. Eine vergleichend lichtmikroskopische und elektronenmikroskopische Untersuchung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 1/2. — S c h ö t z F., W. S t u b b e. (1962). Der Kontinuität der Plastiden. Naturwissenschaften, 49, 9. — S c h u l z S. R., W. A. J e n s e n. (1968). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo. Amer. J. Bot., 55, 7. — S i g e e D. C. (1972). The origin of cytoplasmic DNA in the mature egg cell of *Pteridium aquilinum*. Protoplasma, 75, 3. — S p r e y B., N. G i e t z. (1973). Isolierung von Etioplasten und elektronenmikroskopische Abbildung membranassoziierter Etioplasten-DNA. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 68, 5. — S r i v a s t a v a L. M., M. V e s k, A. P. S i n g h. (1971). Effect of chloramphenicol on membrane transphormations in plastids. Canad. J. Bot., 49, 4. — S t e f f e n K. (1951). Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glandulifera* Lindl. Planta, 39, 3. — S t e r l i n g C. (1972). Sur l'origine mitochondriale probable des chloroplastes chez le *Gladiolus* C. R. Acad. Sci., D 274, 6. — S t e t l e r D. A., W. M. L a e t s c h. (1969). Chloroplast development in *Nicotiana tabacum*. «Maryland mammoth». Amer. J. Bot., 56, (3). — S t e w a r t W. N. (1948). A study of the plastids in the cells of the mature sporophyte of Isoetes. Bot. Gaz., 110, 2. — S t e w a r t K. D., E. M. G i f f o r d. (1967). Ultrastructure of the developing megaspore mother cell of *Ginkgo biloba*. Amer. J. Bot., 54, 3 : 375—383. — S t u b b e W. (1971). Origin and continuity of plastids. In: Results and problems in cell differentiation, 2. Origin and continuity of cell organelles. Berlin—Zürich : 64—81. — S t u r m A. (1938). Anatomische und zytologische Untersuchungen an bleichen und gescheckten Komplexheterozygoten. Zeitschr. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 75, 3/4 : 690—738. — T a y l o r D. L. (1970a). A multiple origin of plastids and mitochondria. Science, 170, 3964. — T a y l o r D. L. (1970б). Chloroplasts as symbiotic organelles. Internat. Rev. Cytol., 27 : 29—64. — T a y l o r F. J. R., D. J. B l a c k b o u r n, J. B l a c k b o u r n. (1969). Ultrastructure of the chloroplasts and associated structures within the marine ciliate, Mesodinium rubrum (Lohmann). Nature (London), 224, 5221. — T e w a r i K. K. (1971). Genetic autonomy of extranuclear organelles. Ann. Rev. Plant Physiol., 22 : 141—168. — T e w a r i K. K., S. G. W i l d m a n. (1970). Information content in the chloroplast DNA. In: Control of organelle development. Sympos. Soc. Exper. Biol., 24 : 147—179. — T i l n e y - B a s s e t t R. A. E. (1970a). Effect of environment on plastid segregation in young embryos of *Pelargonium* × *hortorum* Bailey. Ann. Bot., 34, 137. — T i l n e y - B a s s e t t R. A. E. (1970б). Genetics and plastid physiology in *Pelargonium*. III. Effect of cultivar and plastids on fertilization and embryo survival. Heredity, 25, 1. — T o u r t e M. J. (1968). Observations sur le comportement du noyau, des plastes et des mitochondries au cours de la maturation de l'oosphère du *Pteridium aquilinum* L. C. R. Acad. Sci., D266, 25. — T ô y a m a S. (1974). Electron microscope studies on the morphogenesis of plastids. IX. The phylogeny of photosynthetic apparatus with special reference to lamellar structure. Jap. J. Bot., 20, 7. — T ô y a m a S., K. F u n a z a k i. (1971). Electron microscope studies on the morphogenesis of plastides. V. Concerning one-dimensional metamorphosis of the plastids in *Cryptomeria* leaves. Bot. Mag. Tokyo, 84, 993. — T r e n c h R. K., R. W. G r e e n e, B. G. B y s t r o m. (1969). Chloroplasts as functional organelles in animal tissues. J. Cell Biol., 42, 2. — V a n d e n D. T., J. H e l l i n, R. H a r s. (1973). Limitations in chloroplast multiplication in *Acetabularia mediterranea*. Protoplasma, 76, 3—4. — V a z a r t B., J. V a z a r t. (1965). Infrastructure de l'ovule de lin *Linum usitatissimum* L. Les cellules du sac embryonnaire. C. R. Acad. Sci., D 261, 17. — V a z a r t B., J. V a z a r t. (1966). Infrastructure du sac embryonnaire du lin (*Linum usitatissimum* L.). Revue Cytol. Biol. vég., 29, 3—4. — V e s k B., F. V. M e r c e r, J. V. P o s s i n g h a m. (1965). Observations on the origin of chloroplasts and mitochondria in the leaf cells of higher plants. Austral. J. Bot., 13, 2. — W a l l e s B. (1971). Plastid inheritance and mutations, In: Structure and function of chloroplasts, Berlin—Heidelberg—New York : 51—88. — W e i e r T. E., C. R. S t o c k i n g. (1952). The chloroplast: structure, inheritance and enzymology. Bot. Rev., 18 : 14—75. — W e l l b u r n A. R., F. A. M. W e l l b u r n. (1973). Development changes of etioplasts in isolated suspensions and in situ. Ann. Bot., 37, 149. — W e n t J. L. van. (1970). The ultrastructure of the fertilized embryo sac of *Petunia*. Acta Bot. Neerlandica, 19, 4. — W e r z G., G. K e l l n e r. (1968). Isolierung und elektronenmikroskopische Charakterisierung von Desoxyribonucleinsäure aus Chloroplasten kernloser *Acetabularia*-Zellen. Zeitschr. Naturforsch., 23b : 1018—1019b. — W e t t s t e i n D. von. (1959). Developmental changes in chloroplasts and their genetic control. In: Development cytology. 16-th Growth Sympos. New York : 123—160. —

hitton B. A., N. G. Carr, I. W. Craig. (1971). A comparison of the fine ıcture and nucleic acid biochemistry of chloroplasts and blue-green algae. Protoplasma, 2—3. — Wild A., M. Schwahn. (1973). Die Plastiden als Träger genetischer ormation. Biol. Zentralbl., 92, 3. — Wildman S. G. (1971). An approach towards ertaining the function of chloroplast DNA in tobacco plants. In: Autonomy and bioıesis of mitochondria and chloroplasts. A symposium spons. by International union of chemistry Ia. o. I, Amsterdam—London : 402—412. — Willemse M. Th. M. 72). Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles dug microsporogenesis of *Gasteria verrucosa.* Acta Bot. Neerlandica, 21, 1. — Woodck C. L. F., P. R. Bell. (1968). Features of the ultrastructure of the female gatophyte of *Myosurus minimus.* J. Ultrastruct. Res., 22, 5—6. — Ynasa A. (1969). e behaviour and distribution of plastids during the life-cycle of plants. Bot. Mag., kyo, 82, 968. — Zimmermann H.-P. (1973). Elektronenmikroskopische Unterhungen zur Spermiogenese von *Sphaerocarpos donnellii* Aust. (*Hepaticae*). I. Mitochonen und Plastide. Cytobiologie, 7, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 VII 1974.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.524.4+581.9]502.7 (47+57)

К. И. Эрингис

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

(ПО МАТЕРИАЛАМ ПРИБАЛТИЙСКИХ РЕСПУБЛИК И БЕЛОРУССИИ)[1]

K. I. ERINGIS. BIOLOGICAL GROUNDS FOR THE PRESERVATION OF PLANT COVER

В нашу эпоху, особенно в густонаселенных районах, в основном в капиталистических странах, все чаще создаются угрожающие ситуации регионального, континентального и даже глобального масштаба, предвещающие исчезновение с лица Земли многих видов растений и животных, утрату оптимальных для жизни человека условий природной среды. Исторически это связано главным образом с нарушением человеком растительного покрова, а в новое время — с развитием промышленности и урбанизацией, с химизацией и загрязнением окружающей среды.

В странах Средиземноморья, в районах древней цивилизации, истребление человеком лесов было связано с расширением распаханных площадей и разведением скота, особенно коз. Рубки леса сочетались с неправильной пастьбой козьих стад, которые в этих условиях с течением времени сильно нарушили растительный покров, и многие виды растений стали крайне редкими. Вследствие этого развилась сильная эрозия почв, а побережья Средиземного моря превратились в голые скалы (Ленькова, 1971).

В XIX в. в Германии развитие промышленности, особенно в Рурской области, сопровождалось уничтожением жизни (в основном ихтиофауны) в р. Рейн. В самом начале XX в. выявилось резкое падение количества кислорода в водах Балтийского моря, чему, в частности, способствовали две мировые войны, которые усилили загрязнение морской среды.

Восстановление нарушенной природной среды требует огромных усилий, средств и умения. Так, для восстановления природного равновесия в р. Теннесси (США) и ее водосборном бассейне в течение 15 лет пришлось затратить миллиард долларов (Kurtze, 1969). Для восстановления нарушенного равновесия в бассейне р Потомак в ближайшее пятилетие по-

---

[1] В Прибалтийских республиках и в Белоруссии вопросы охраны природы уже решаются с некоторым успехом. Достижения Прибалтийских республик в этом отношении достаточно четко охарактеризованы в сборнике, опубликованном Академией наук СССР и Всесоюзным ботаническим обществом «Вопросы охраны ботанических объектов» (1971 г.), а о достижениях Белоруссии в этой области шла речь на последнем координационном совещании по вопросам биогеоценологии и охране природы, которое состоялось в Минске в апреле 1973 г.

Данная статья ученого секретаря Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» при Президиуме Академии наук Литовской ССР, председателя Комиссии охраны ландшафта Литовского общества охраны природы, председателя Секции формирования и охраны ландшафта при Государственной плановой комиссии Литовской ССР К. И. Эрингиса написана на основе его доклада, сделанного на пленарном заседании Всесоюзной годичной сессии Научных советов по упомянутой проблеме, которая состоялась 26—27 IV 1973 в Вильнюсе.

требуется 50 миллионов долларов (From sea. . ., 1968). Ассигнование столь больших средств на восстановление природной среды пока еще практически невозможно в развивающихся странах, особенно при быстром росте населения.

Существует реальная перспектива того, что к концу XX в. население нашей планеты удвоится со всеми вытекающими из этого последствиями в отношениях между человеком и природой.

История человечества до сих пор развивалась по пути ускоряющегося роста (максимизации) во всех сферах хозяйственной деятельности, и в ряде отраслей производства уже возникли большие трудности вследствие уменьшения некоторых природных ресурсов.

Таким образом, горький опыт все больше убеждает, что саморегулирование взаимоотношений природы и общества невозможно. То в одном месте, то в другом все чаще и чаще возникают кризисные ситуации в окружающей человека среде. Эти явления нередко едва уловимы.

Задумаемся над словами классика лесоведения Г. Н. Высоцкого (1938) и некоторых сторонников его концепции, например В. Л. Бельгарда (1975). Они утверждают, что охрана прибалтийских лесов является делом государственной важности, так как эти леса способствуют сохранению запасов атмосферной влаги в восточной, континентальной, части Европы, в областях, где бывают суховеи. И действительно, в течение последнего столетия, по мере вырубания прибалтийских лесов, сокращения их площади и проведения мелиоративных работ, на юго-востоке Европейской части СССР все больше усиливались последствия суховеев.[2] Разумеется, этому способствовали и другие причины; однако обедненные влагой уже над Прибалтикой воздушные массы циклонов по мере вырубания лесов на этой территории все меньше обогащались транспирационной влагой, словно самой природой предназначенной для Восточной Европы. По-видимому, нет достаточных оснований сомневаться в значении прибалтийских лесов, обширных болот, многочисленных озер и влажных лугов для обеспечения атмосферной влагой континентальной части Восточной Европы. Этот пример подчеркивает значение принципа интегральной охраны природы.

Важно подчеркнуть, что охрану природы в целом могут осуществлять только соответствующие надведомственные органы. В наших республиках ими являются комитеты по охране природы и республиканские инспекции по охране природы. Их задача — согласование особо важных вопросов, которым должна быть подчинена вся деятельность человека и все вопросы по охране природы более низкого уровня.

В самом деле, разве можно было бы говорить об охране запасов влаги на европейском континенте, если бы в Прибалтике рубки леса лимитировались поресурсным принципом охраны природы. В таком случае можно было бы оправдать даже сильное сокращение лесистости и полную ликвидацию болот и других избыточно увлажненных территорий. Вот почему следует признать, что поресурсная охрана природы, хотя она в ряде случаев до поры до времени является полезным мероприятием, продумана не до конца, теоретически необоснована и в ряде случаев может принести вред.

Приведем пример. Известно, что заповедники и заказники должны быть окружены буферной защитной полосой, переходной от заповедной территории к интенсивно используемому аграрному ландшафту или к урбанизированной территории. Чтобы обеспечить целостность природного комплекса и сохранить его значение как памятника природы, например верховое болото, необходимо сохранить и окружающую полосу низинных болот, если таковые имеются и являются элементами данного комплекса. Однако с помощью современных гидротехнических мероприя-

---

[2] Существует мнение, что влияние лесов на влажность атмосферы носит более локальный характер, но их огромное водоохранное значение никем не оспаривается (*Примечание редакции*).

тий можно отсечь верховое болото от низинного, обеспечить гидрологический режим верховых и переходных болот, а низинные торфяники и прочие избыточно увлажненные территории, переходные к аграрному ландшафту, осушить и освоить под сельскохозяйственные угодья. Министерства сельского хозяйства Прибалтийских республик, руководствуясь поресурсным принципом охраны пахотной земли и сельскохозяйственных угодий, всячески стремятся расширить площади высококачественных сельскохозяйственных угодий, и в этом, казалось бы, нет ничего предосудительного. Однако безудержное рвение некоторых административных работников и сотрудников проектных институтов в отношении заповедных, особенно заболоченных, территорий не знает пределов. Сохраняя некоторые верховые болота, они готовы урезать низинные торфяники до самой границы верховых болот, чтобы после интенсивного осушения освоить их под сельскохозяйственные угодья. При такой поресурсной охране не может быть и речи о надлежащей охране заповедного болотного комплекса в сфере интенсивной деятельности человека; здесь мы имеем дело с вульгаризацией самой идеи охраны природы.

Вот почему нужна наделенная большими правами надведомственная организация, осуществляющая интегральную охрану природы в соответствии с концепцией долгосрочного управления природой и ее ресурсами.

Для того чтобы соответствующие инстанции хорошо выполняли работу по интегральной охране природы, нужно иметь следующее.

1. Обобщающую, всеобъемлющую теорию, которая позволяла бы делать правильные прогнозы о наиболее рациональной хозяйственной деятельности в далекой перспективе. Это дело академической науки, которая, к сожалению, еще в долгу перед обществом и природой в этом вопросе. Мы в Прибалтике, в каждой республике, имеем схемы аграрного ландшафта, формируемого на экологической основе. Эти схемы построены на целом ряде допущений, которые со временем все больше теоретически обосновываются. В Белоруссии неблагоприятные изменения природной обстановки в зоне лесостепи послужили толчком для разработки теоретической схемы решения проблемы Полесья. Следует поощрять проведение подобной работы и в других физико-географических районах страны, не ожидая явно отрицательных последствий в результате не всегда продуманных хозяйственных мероприятий. Таким образом, для обеспечения успеха в охране природы нужна правильная теория — это первое-

2. Необходимы кадры, преданные идеям охраны природы, знающие дело специалисты. Без них самая лучшая теория не войдет в жизнь. Осуществление природоохранных мероприятий было начато самоучками, людьми, не имевшими специальной подготовки. В свое время и это было очень ценно. Но бесконечно такое положение продолжаться не может. Важно, чтобы в охране природы серьезное участие принимали средняя и высшая школы. Тогда, в конце концов, это станет общим делом. Это длинный и сложный, но необходимый путь, являющийся составной частью развития всей культуры общества.

Необходимо готовить квалифицированные кадры как для научно-исследовательской работы через аспирантуру, так и для практической работы с помощью высшей школы. В настоящее время довольно благополучно с такими кадрами, очевидно, только в Эстонии. Помимо ознакомления всего населения Эстонской ССР с проблемами охраны природы в этой республике удалось включить в работу службы охраны природы много лесоводов с высшим образованием. А лесоводам очень близки биологические задачи охраны природы, особенно если они получили необходимую подготовку в школе. Соседним республикам следовало бы подумать об этом и воспользоваться прекрасным опытом эстонцев.

Важна координация в издании необходимой литературы, для организации просвещения в этой области. Для пропаганды охраны природы и выдвижения новых идей соответствующие научные советы должны действовать совместно с республиканскими обществами охраны природы.

Хорошо организованное общество — большая сила, так как в нем можно сосредоточить специалистов разных профилей.

3. На всех уровнях деятельности человека следует изменить порочный образ мышления в отношении природы и положить конец осквернению и уничтожению природных богатств государства (заповедников, заказников, зон отдыха, лесов, подлежащих охране болот, озер, рек и т. п.). Надо добиться того, чтобы таким путем теряемые огромные средства все больше использовались для финансирования программ охраны различных природных объектов и уникальных памятников природы. Без выделения специальных средств для охраны и улучшения окружающей среды на интегральном уровне невозможно обеспечить и дальнейший технический прогресс. Выделенными средствами, предусмотренными в различных постановлениях директивных органов, нужно научиться эффективно пользоваться.

4. Надведомственные инстанции — комитеты по охране природы или аналогичные им государственные органы, выполняющие функции интегральной охраны природы, должны быть наделены большими правами и иметь возможность пользоваться ими. Последнего нужно добиваться тремя путями:

а) Представить предложение правительственным органам и добиться того, чтобы комитеты по охране природы, имеющие статус комитетов при Советах Министров республик, получили статус Государственных комитетов Советов Министров. При этом комитеты были бы наделены большими правами, а их председатели вошли бы в состав членов республиканских правительств. Кстати, это уже осуществлено в Белоруссии.

б) Предложить министерствам следить за соблюдением законности. Законы об охране природы являются сравнительно новыми и касаются таких аспектов деятельности человека, которые испокон веков были связаны с работой земледельцев и других землепользователей. Согласно устаревшим взглядам — кому какое дело, если колхозу нужно срубить массив леса, рощу, понизить уровень озера или осушить болото. Сейчас — это дело всех, и в первую очередь тех, кому поручено согласовывать различные сферы деятельности людей на высших уровнях.

в) Усилить экспертизу проектов всех категорий, существенно изменяющих природную обстановку. Любая хозяйственная деятельность в союзных республиках осуществляется по проектам. В нашем плановом хозяйстве практически немыслимо действовать без утвержденного проекта. Вот почему высококвалифицированная экспертиза проектов в природоохранном отношении, которую обычно выполняют высшие республиканские ведомства по охране природы, исключительно важна. В Литве и Эстонии имеется большой опыт такой экспертизы, но в Литве, как нам кажется, эта экспертиза, выполняемая Комитетом по охране природы, несколько ослаблена. Это объясняется, в частности, тем, что у нас уже сложились деловые отношения между организаторами производства и работниками, осуществляющими контроль за охраной природы. Хозяйственники, решая производственные вопросы, пытаются по-своему решать проблемы охраны природы, и считая, что они достигли «совершенства», все чаще прибегают в различным мерам, чтобы в тех или иных случаях заставить Комитет по охране природы отступить от своих первоначальных решений по охране природы. Надо думать, что это лишь трудности роста, преодолению которых должна способствовать наука. Нам представляется, что Белорусский государственный комитет по охране природы в настоящее время идет по правильному пути усиления и усовершенствования экспертизы проектов. Сила экспертизы в Белоруссии заключается и в том, что руководители Комитета, как правило, не только не отступают от решений экспертных групп, но нередко увеличивают требования, предъявляемые к проектировщикам и землепользователям. Такой подход является правильным и его нужно всячески поощрять. Допущенные комитетами охраны природы ошибки можно легко устранить в следующем раунде проектирования, а уже сделанные ошибки при прак-

тическом осуществлении проектов устранить почти невозможно, так как при коренных преобразованиях среды необратимо изменяются или гибнут объекты, подлежащие охране.

Можно привести такой пример. В Литве есть замечательный ботанический заказник Трако-Мишкас, созданный для охраны древостоев *Quercus petraea*. Эти дубы произрастают здесь совместно с деревьями-великанами *Q. robur*. Лесоводы, по-своему заботясь о ботаническом заказнике, сохранили *Q. petraea*, но вырубили *Q. robur*. Следует отметить, что в лесах Литвы вовсе не производится экспертиза проектов лесохозяйственной деятельности. Отсутствие экспертизы проектов рубок леса привело к тому, что сильно пострадала целостность ценозов широколиственных лесов — как их древесного яруса, так и травяного покрова, хотя охраняемый вид (дуб) и не пострадал. Таким образом, здесь имело место явное отступление от принципа интегральной охраны природы.

Пора признать, что и у нас имеются значительные организационные недостатки. Так, явно неудовлетворительно в Литве, как и в других Прибалтийских республиках (и в юридическом, и в научном отношениях), обстоят дела с охраняемыми объектами высшего ранга — заповедниками. В Эстонии имеется 4 заповедника, в Латвии — 4, а в Литве лишь 1 заповедник. Это совершенно недостаточно, в особенности для Литвы. К тому же заповедники эти еще плохо выполняют свои функции и не охраняются в соответствии с научными требованиями. В заповедниках Эстонии и Литвы все еще отсутствуют надлежащие условия и помещения для научно-исследовательской работы, нет постоянных научных кадров, слаб административный аппарат; если не считать обязательных традиционных наблюдений, силами заповедников научные исследования не проводятся. Это делают лишь приезжающие на некоторое время ученые. В Латвии заповедники не обладают статусом самостоятельных учреждений и даже не располагают техническими и административными кадрами; никакой исследовательской работы в них не ведется (Охрана природы и ландшафт, 1973).

Прибалтийские заповедники небольшие, число их явно недостаточно. Предстоит значительная научно-исследовательская работа для обоснования, расширения существующих и создания новых заповедников.

Значительно лучше, во всяком случае в юридическом и в административном отношениях, обстоит дело в Белоруссии, где к созданию заповедников подошли с должной перспективой на будущее. Однако и там число заповедников недостаточное. На севере республики на площади 76.2 тыс. га расположен Березинский заповедник, а на юго-западе на территории 76 тыс. га — «Беловежская пуща». В этих заповедниках ведутся обширные научные исследования как приезжающими учеными, так и сотрудниками заповедников. В 1969 г. создан Припятский ландшафтно-гидрологический заповедник на площади 60.3 тыс. га, который также развертывает исследовательскую работу. Кроме того, в 1968 г. в Белоруссии создана сеть болотных гидрологических заказников общей площадью 70 тыс. га. В заповедниках Белоруссии научная работа проводится еще недостаточно и еще имеются затруднения в отношении научно-методического руководства. Но все же несомненны и значительные достижения белорусов в организации заповедного дела.

Преобладающее большинство членов республиканских научных советов по нашей проблеме определенно высказывается о необходимости и перспективности проблематики по охране природы. Наша проблема является комплексной, и условно ее можно разделить на 3 части: 1) рациональное использование природы, 2) ее преобразование и 3) охрана. На долю каждого направления исследований должна падать примерно 1/3 всех наших усилий. На деле же ничего подобного нет. Количество тем природоохранного характера явно не соответствует требованиям, выдвигаемым жизнью. Это означает, что проблематика охраны естественного растительного покрова и природы в целом все еще должным образом не оценивается, слабо разрабатывается и даже игнорируется некоторой

частью ботаников. До сих пор нередко считалось плохим тоном включать в план тему чисто природоохранного содержания, когда преобладали иные потребности. Теперь, наряду с другими запросами практики, на первый план выдвигаются требования охраны природы, рационального использования ее ресурсов, борьба за чистоту и красоту окружающей нас среды.

Сказанное отнюдь не означает, что теперь в планах научных исследований нужно что-то коренным образом менять. Однако необходимо резко усилить исследования в области охраны растительности как в Прибалтике и Белоруссии, так и в пределах всего Советского Союза. Это представляется важным по многим причинам, в частности, в силу равнозначности трех тематических разделов нашей проблемы; ввиду исключительного богатства и разнообразия растительного мира Советского Союза умелая охрана его является одной из основ развития экономики и культуры социалистического общества, т. е. задачей государственной важности.

Поэтому не случайно состояние и задачи охраны природы в сентябре 1972 года обсуждались на сессии Верховного Совета СССР и было принято постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов» («Правда», 21 IX 1972).

2 IV 1973 опубликовано постановление ЦК КП Литвы и Совета Министров Литовской ССР «Об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов» («Ведомости Верховного Совета и Правительства Литовской ССР», 1973, № 15).

В настоящее время особенно большое внимание должно быть сосредоточено на проблемах загрязнения окружающей среды, так как основные задачи охраны растений и растительного покрова были зафиксированы в ранее принятых постановлениях. Из этого следует, что юридический фундамент охраны растительности уже заложен. В Эстонии организовано 30 заказников, 4 заповедника и 1 национальный парк; около 600 объектов объявлены памятниками природы (не считая памятников местного значения). В Литве до сих пор было 100 различных заказников, только 1 заповедник и около 611 памятников природы. В настоящее время в соответствии с постановлением Правительства республики от 16 V 1974 № 191 «О создании и содержании природных заказников Литовской ССР» создан еще 71 заказник: 10 ботанических, 32 клюквенных, 13 ландшафтных, 14 ихтиологических и 2 орнитологических («Ведомости Верховного Совета и Правительства Литовской ССР», 1974, № 14). В Латвии и Белоруссии сеть заказников менее развита, но зато в Латвии имеется 4 заповедника, а в Белоруссии заповедная территория составляет 1.5% территории всей республики. В Литве эта цифра достигала 3.61%, в Эстонии — 2.60% (сейчас она выше). В 1971 г. в Эстонии постановлением Совета Министров ЭССР от 1 VI 1971 (Охрана природы и ландшафт, 1973) учрежден первый в Советском Союзе национальный парк — Лахемаа — на площади примерно 60 000 га. В Литве еще в 1968 г. состоялось решение Правительства республики о проектировании национального парка. На основании этого решения и предварительных исследований биологов проведены дальнейшие изыскания и в 1972 г. Институтом архитектуры Госстроя республики этот проект был завершен. Впоследствии на основе постановления Совета Министров Литовской ССР от 29 III 1974 № 124 «О создании Национального парка Литовской ССР» учрежден Национальный парк Восточной Литвы на площади примерно 30 000 га («Ведомости Верховного Совета и Правительства Литовской ССР» 1974, № 11). Согласно постановлению Совета Министров Латвийской ССР от 18 VII 1972 разработан проект национального парка «Гауя» в Латвии (Охрана природы и ландшафт, 1973). Принимаются меры по созданию такого парка в рекреационных целях в Белоруссии под Минском. Однако каким будет режим этого парка, пока еще неясно.

В Прибалтийских республиках и в Белоруссии на основании исследований флоры давно составлены списки редких и исчезающих растений,

и эти растения взяты под охрану государства. В Эстонии в списки включены 59 растений, в Белоруссии — 40, в Литве — 177. В настоящее время в Прибалтийских республиках составлены новые списки редких растений на основании более точного изучения их ареалов и причин исчезновения. В Латвии, Эстонии и Литве в списки включено 108, 200 и 263 вида растений соответственно, причем большая часть из них взята под полную охрану. Но последние списки еще не опубликованы в Ведомостях Верховных Советов республик и, таким образом, не утверждены специальными юридическими актами. В Эстонии и Литве разрабатываются списки подлежащих охране редких и самобытных сообществ естественной растительности.

Так обстоит дело в Прибалтике и в Белоруссии. Возникает вопрос, какое место должна занять проблема охраны флоры и растительности на новом этапе охраны природы. Охрана жизни на земле — дело всех людей, и в первую очередь биологов. Биологи несут особенно большую ответственность за сохранение жизни и ее различных форм, в частности, редких видов растений и животных, которые в конечном счете являются индикаторами благоприятных для человека условий жизни.

На новом этапе охраны природы, когда главное внимание сосредоточено на борьбе с загрязнением окружающей человека среды, нельзя ослаблять усилий, направленных на решение проблем охраны растительного мира.

Теоретической основой охраны растительного мира должны быть хорологические исследования флоры, глубокое изучение реликтов, ареалов видов, а также прогнозирование последствий беспрецедентной по масштабам деятельности человека, угрожающей существованию ценных видов региональных флор и их самобытных сообществ.

В последних республиканских постановлениях и в вышеупомянутом постановлении Верховного Совета СССР от 20 сентября 1972 г. еще больше внимания уделяется вопросам охраны живой природы, рациональному использованию ее ресурсов, восстановлению растительных богатств, созданию оптимальной для жизни человека среды. Устанавливается более строгий контроль за воспроизводством и сохранением растительного и животного мира, водоохранных и других защитных функций лесов, водорегулирующей роли торфяных массивов, за проведением мероприятий по борьбе с эрозией почв и рекультивацией земель.

Выполнение этих задач поручено министерствам и ведомствам, а также руководителям предприятий. Комитетам по охране природы вменено в обязанность осуществлять государственный контроль за соблюдением законодательства по охране природы и порядка в использовании природных ресурсов. Они должны также осуществлять контроль за преобразованием природы и соблюдением соответствующего режима в заповедниках, заказниках, национальных парках, на территориях, где находятся памятники природы. Указанным комитетам поручено представлять предложения правительствам союзных республик о дополнительной организации заказников и заповедников природы и об охране болот и лесов в верховьях рек, имеющих водорегулирующее значение.

Решать все эти вопросы лишь путем выполнения хоздоговорных тем комитеты и инспекции по охране природы, разумеется, не смогут, ибо здесь необходимы и фундаментальные научные исследования. Для решения многих из этих задач необходимо руководствоваться теорией ареалов растений и их реликтов, выявлять уникальные объекты природы с использованием данных краеведения. Важно правильное понимание техногенеза, его нельзя рассматривать только как прогресс. В высокоразвитых или бурно развивающихся регионах следует сосредоточивать главное внимание на проблеме образования и охраны ландшафтов на экологической основе.

Формирование и охрана аграрного и субурбанистического ландшафтов для высокоразвитых стран является исключительно важной проблемой. Здесь на первое место выступают краеведческий аспект, эстетика

ландшафта и экологические условия в экотопах его компонентов. Следует вести борьбу с бесконтрольной и необоснованной интродукцией растений, которая может нанести серьезный ущерб растительности определенных регионов. Бесконтрольная интродукция противоречит идеям охраны природы, основам географии растений.

Биологи — исследователи и организаторы охраны природы — порой высказывают мнение, что, учитывая неудержимое распространение деятельности человека на территории, богатые видами растений, нужно выкапывать в этих местах исчезающие виды местной флоры, погибающие реликты и пересаживать их в ботанические или другие заказники. Но это опасная капитуляция биологов, извращение географического принципа распространения редких растений, вульгаризация самой идеи охраны природы. Биологи, по-видимому, могут оправдывать только рекультивацию, только ее, не допуская перерыва в истории существования видов региональных, и тем более, континентальных флор и фаун. Выкапывание растений редких видов местной флоры и их интродукцию осуществляют ботанические сады; поэтому не следует создавать что-либо промежуточное между ними и заказниками. Любой перерыв в истории существования вида и его восстановление с использованием географически отдаленных форм означает безвозвратную потерю того, что было, а механический перенос генетически чуждого материала из других районов ведет к нарушению автентичности природных объектов. Мы можем, например, вернуть в литовские озера *Trapa natans*, вернуть в литовские леса *Taxus baccata* или разводить зубров, но мы не сможем восполнить первоначальной их потери. Разумеется, их восстановление может быть полезным и нужным делом, но это лежит за пределами истинной охраны природы. Хотя это лучше, чем полное исчезновение вида, но неизмеримо хуже сохранения автентичного вида в пределах ареала его распространения. В научном и этическом отношениях — это псевдоохрана природы, отход от принципов сохранения ее автентичности.

Выше мы отметили, что цивилизация не может бесконечно двигаться по пути количественного роста (максимизации) во всех областях деятельности человека. Единственно возможным является путь оптимизации условий жизни. Глубоко продуманная теория оптимизации основных компонентов среды может обеспечить динамическое равновесие в антропогенном ландшафте и в природе в целом. Однако было бы неверно строить теорию на основании неподвижного равновесия, абсолютной гармонии в природе. Это означало бы застой в развитии человеческого общества. Задача биологов заключается в том, чтобы научиться самым эффективным образом пользоваться амортизационными силами природы, которые огромны, если не переходить критический рубеж. Можно, например, совместить курорт с ягодниками — черникой и брусникой в окрестных лесах, если не предназначать их для непосредственных утилитарных устремлений отдыхающих и не превращать эти леса в «бестропиночный полигон» для их прогулок. Можно без больших ограничений проводить мелиорацию земель с целью их осушения и сохранять подлежащие охране болота. Но осуществлению этих задач должна служить наука в сочетании с должной культурой общества.

Мы вплотную подошли к теории биогеоценологии, к проблемам изучения экосистем различных рангов. В Институте ботаники Академии наук Литовской ССР мы разрабатываем природоохранную проблематику согласно принципам биогеоценологии. Жизнь заставила разрабатывать ту часть биогеоценологии, которая, к сожалению, развита еще очень слабо. Мы считаем, что биогеоценологические исследования не могут быть всесторонними и практически важными, если не заниматься изучением ландшафтов и экологией их компонентов, т. е. основами охраны растительного мира. Экологические исследования этих компонентов должны привести к конструктивным прогнозам с целью экологической оптимизации всех основных архитектурно-художественных элементов ландшафта (озер, рек, рощ, участков леса, прибрежных древесных на-

саждений и прочих обособленных компонентов, образующих мелкую структуру ландшафта и определяющих его разнообразие) и внутренних или же обрамляющих весь архитектурно-художественный ландшафт компонентов. Под этими компонентами подразумеваются оптимальный уровень грунтовых вод и открытых водных поверхностей на всех элементах рельефа, влажные леса, которые необходимо охранять от высыхания, регулирующие сток и подлежащие охране болота всех типов. В первую очередь такого рода исследования нужно проводить в сферах экологического влияния будущих крупных гидротехнических и инженерных сооружений. Необходимость этих исследований вытекает из новых задач проектных институтов, в том числе по охране природы. Препятствия к использованию результатов экологических исследований могут возникнуть лишь из-за недостаточного понимания новых задач некоторыми проектировщиками. Поэтому одна из обязанностей комитетов по охране природы именем закона требовать от проектных организаций максимального учета выводов, вытекающих из исследований по экологической оптимизации территорий.

Таким образом, при исследованиях экологической оптимизации территорий полезно изучить весь ландшафт, оценив его и в архитектурно-художественном аспекте, так как красоту ландшафта надо считать эстетическим ресурсом природы, богатством государства и общества, подлежащим охране. Одним из важнейших компонентов этого ресурса является растительный покров. При рассмотрении ландшафта в этом плане возникает необходимость оценки его красоты. В связи с этим научными сотрудниками нашего Сектора экологии ландшафта была предпринята попытка разработать методику исследований красоты ландшафта. Эта разработка выполнена по структурному принципу. Используя новую методику, мы уже получили некоторые результаты. Весьма существенным является то, что имеется и потребитель результатов исследований красоты ландшафта — индустрия туризма. Наличие на трассах туристов ценных в эстетическом отношении ландшафтов представляет большую государственную ценность. Эти ландшафты должны иметь автентичный, хорошо сохранившийся растительный покров. Они не должны быть обезображены ни физически, ни экологически, ни этически. Здесь открывается широкая область для биологических исследований, связанных не только с изучением растительного покрова и влиянием на него колебаний уровня воды в водоемах и грунтах, но и с изучением эстетики ландшафта, с тщательным учетом духовного, мемориального наследия, выявляемого при краеведческом подходе к природе. Формирование и охрану ландшафта, всех его архитектурно-художественных компонентов, в особенности растительности, следует проводить на строго экологической основе, с максимальным учетом результатов изучения вопросов оптимизации экотопов растительного покрова.

Над этим мы в Литве работаем, и исследования в этой области рассматриваем как плодотворное развитие биогеоценологии в слабо разработанной ее части, касающейся формирования и охраны ландшафтов в целом. Надо подчеркнуть, что ограничиваясь результатами исследований различных компонентов ландшафта, приходится жертвовать собственно биогеоценологическими исследованиями. Это связано с тем, что для столь глубокого и всестороннего изучения природы не хватает сил и в то же время оно дает меньше возможностей для практических выводов, необходимых для правильного развития народного хозяйства.

Следует вкратце коснуться выполнения индивидуальных разнородных ботанических тем, прямо не касающихся охраны природы, и обобщения результатов их исследований. Охрана среды, охрана природы, охрана жизни на земле все больше становится частью этики людей конца XX столетия. В научных исследованиях с этой проблематикой можно связать почти все.

В наш век каждый человек должен выполнять свой гражданский долг по охране природы, начиная с рабочего, утилизирующего отходы произ-

водства, и кончая директором горнорудного комбината. Это особенно касается научных работников, биологов. Следует подчеркнуть особую важность биологических наук, призванных в комплексе с рядом других наук решать будущее жизни на Земле.

Выполнение гражданского долга может проявляться в самых различных формах. Приведем пример, касающийся исследований, весьма отдаленных от проблем охраны природы. Предположим, что исследователь изучает физиологическую роль микроэлементов и известкования почвы. Он устанавливает, что известкование в ряде случаев не эффективно, так как делает почти все микроэлементы недоступными для растений. Поэтому возникает необходимость внесения в почву микроудобрений, которые также не всегда повышают урожай растительной массы, причем в иных случаях снижают общее количество белков. Все это, разумеется, не касается охраны природы. А вот когда хозяйственники способствуют загрязнению почвы окружающей среды и продуктов питания некоторыми ядовитыми микроэлементами, то здесь уже возникают вопросы природоохранного характера. Получивший такие данные исследователь может довольствоваться выводами о том, что микроэлементы мало эффективны и снижают количество белков в урожае. Но сделавшего такой узкий, хотя и правильный вывод исследователя надо упрекнуть в том, что он не выполнил своего долга по отношению к природе, к ее охране. Ведь только он может дать наиболее правильную оценку полученных результатов в более широком плане и предупредить о возникшей опасности загрязнения почвы и продуктов питания ядовитыми химическими веществами. Эти более широкие выводы будут уже результатом выполнения им своего гражданского долга. Эти выводы позволят определить условия жизни человека.

Точно также и при проведении ботанических исследований можно и нужно выполнять гражданский долг по охране природы, который в прошедшие годы далеко не всегда выполнялся. Надо отметить наличие многих тем, прямо не относящихся к природоохранной проблематике, но все же близких к ней. В них наряду с теми или иными научными заключениями обычно можно сделать и выводы, ценные с точки зрения охраны природы. Но во многих случаях это не делалось по ряду причин. Свойственная ряду научных работников скромность, сама по себе являющаяся положительным качеством, порождала и, к сожалению, порождает и теперь боязнь выступить в роли самоучки с обобщениями по охране природы, которые лишь косвенно вытекают из результатов выполняемых ими исследований. В этом одна из причин слабой подготовки научных кадров по вопросам охраны природы, их неосведомленности, а порой и нежелания принять участие в решении неотложных, жгучих вопросов охраны природы.

Все вышеизложенное должно быть учтено Научными советами республик по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» в их деятельности по координации исследований и организационных мероприятий по охране природы, а также в воспитательной работе. Осуществление этих задач должно значительно продвинуться уже в ближайшие годы.

ЛИТЕРАТУРА

Бельгард А. Л. (1975). О невесомой ценности лесов Литвы. В кн.: Экология и эстетика ландшафта. — Ведомости Верховного Совета и Правительства Литовской ССР. №№ 15 (1973), 11 (1974). — Высоцкий Г. Н. (1938). О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. — Ленькова А. (1971). Оскальпированная Земля. — Охрана природы и ландшафт. (1973). Материалы второго рабочего совещания представителей научных учреждений СССР по комплексной охране природы, состоявшегося в г. Таллине с 10 по 14 октября 1972 г. — From sea to shining sea. (1968). A report on the american environment. — Kurtze G. (1969). Weltwunder des zwanzigsten Jahrhundert.

Институт ботаники
Академии наук Литовской ССР,
г. Вильнюс.

Получено 22 XI 1973.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 002.01 : 633.2.033 (517.3)

А. В. Калинина. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики. Изд. «Наука», Л., 1974; 1—183. Ц. 1 р. 85 к.

B. M. MIRKIN. *A. V. KALININA.* MAIN TYPES OF PASTURES IN THE MONGOLIAN PEOPLES' REPUBLIC. 1974

Естественные пастбища обеспечивают значительную часть национального дохода Монгольской Народной Республики, так как они играют главную роль в обеспечении кормами скота. Изучение природной кормовой базы страны имеет богатую историю и широкие перспективы. В 1969 г. в рамках сотрудничества Академий наук СССР и МНР создана совместная Советско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция, задачей которой является всестороннее и углубленное изучение растительности, зоокомпонента и почв пастбищ Монголии. Рецензируемая книга является вторым томом трудов Экспедиции, объединенным в серию «Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики».

Автор книги в 1948—1951 гг. провела стационарное изучение пастбищ нескольких типов на территории Барун-Бурэн-Сомона Селенгинского аймака и Сергулен-Сомона Центрального аймака и маршрутное обследование пастбищ в ряде других районов страны. Результаты этих работ ранее были опубликованы в виде компактной монографии небольшого объема (Калинина, 1954). В новое издание они вошли как одна из составных частей и подверглись более тщательному комментированию. Достоинством книги является весьма полный охват литературы по пастбищам МНР и близким к ним по характеру пастбищам сопредельных районов Бурятской АССР и Китая. Квалифицированно обобщены работы монгольских (Ж. Очир, М. Бадам, Д. Банзрагч, Ч. Бадарчи, Ц. Даважамц, М. Содном, Б. Дашням, Б. Жамбажамц и др.) и советских (А. А. Горшкова, М. А. Рещиков, А. Ф. Иванов, Ю. М. Мирошниченко, О. С. Гайсенок, И. И. Лобанова, И. П. Дроздов, К. И. Осипов и Э. И. Осипова и многие другие) исследователей, изучавших пастбища Центральной Азии. В список включены в основном работы 50—60-х годов, опубликованные после выхода из печати фундаментальных трудов А. А. Юнатова. Широкий охват литературы и ее целенаправленный анализ делают книгу А. В. Калининой весьма нужным звеном в обеспечении преемственности и «стыковки» исследований Советско-Монгольской экспедиции и результатов работ, выполненных до ее организации. Кроме того, ценные оригинальные данные автора станут доступнее, так как изданная малым тиражом книга Калининой уже давно стала библиографической редкостью.

Рецензируемую монографию открывает глава «Из истории изучения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики». Достоинством ее является цитирование основных таблиц из разных изданий, что делает книгу полезной сводкой и избавляет читателя от необходимости поиска оригиналов. Так, автор приводит среднюю урожайность типов пастбищ Монголии по работам Юнатова, характеризует динамику запаса кормов на типчаково-злаково-разнотравном пастбище по данным, приводимым Очиром, зависимость урожайности травостоев от осадков по работам Банзрагча, влияние удобрений на урожай сена естественных луговых сенокосов по Лю-Чжен-сюе, динамику накопления и сохранения растительной массы и влияние сроков скашивания на урожайность основных типов пастбищ Внутренней Монголии по Иванову. Главу завершает подведение итогов изучения пастбищ МНР к 1970 году.

В целом высоко оценив степень изученности пастбищ Монголии и сопредельных территорий, Калинина считает, что на полноту картины отрицательно влияет отсутствие данных о продуктивности пастбищ страны, полученных зоотехническим методом, и недостаточная изученность альпийских и субальпийских пастбищ. Нам представляется, что оценка изученности пастбищ в книге излишне оптимистична и нерешенных задач много больше. Практически необследованными к 1970 году были сообщества речных пойм; мало сведений имеется о растительности заалтайских пустынь; лишь в самом общем плане выявлены закономерности изменения растительности пастбищ разных горных систем Монголии в связи с высотой над уровнем моря; не решен вопрос об экономической эффективности удобрений в разных природных условиях; все еще беден ассортимент культурных трав для создания травосмесей. Наконец, в Монголии до сих пор нет продуманной, последовательно экологической и хозяйственной типологии

пастбищ. Сам автор подходит к понятию — «тип пастбища» весьма произвольно, уподобляет его, видимо, ассоциации, выделенной по доминантам; Калинина широко использует такие эпитеты, как «разнотравный», «разнозлаковый», «мелкозлаковый» и тому подобные, которые, в общем отражая какие-то стороны морфологии монгольских травостоев, ни в коей мере не информативны для показа специфики районов.

Следующая глава «Природные условия Монгольской Народной Республики» — несомненная удача автора, которая в небольшом объеме раскрывает специфику этого интереснейшего района. К сожалению, Калинина не приводит хотя бы примерных данных для привязки высотных поясов к высотам над уровнем моря в разных горных системах. Между тем не только разные горные системы, но и разные макросклоны одной горной системы имеют различную абсолютную высоту поясов растительности, например верхней границы леса или альпийских лугов. Так, на северных макросклонах Хэнтея и Алтая нижние границы курильского чая *Dasiphora fruticosa* различаются более чем на тысячу метров. Поэтому весьма интересную схему районирования природных условий Жамбажамца, которую использует Калинина, в перспективе необходимо дополнить привязкой границ районов к высоте над уровнем моря в разных горных системах.

При характеристике пустынно-степной зоны автор монографии сообщает спорные сведения. Так, к характерным видам пустынных степей отнесены чисто пустынные виды *Brachanthemum gobicum*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Sympegma regelii*; *Potaninia mongolica* приведена как элемент, встречающийся только на высоте Гоби, в то время как этот вид весьма характерен и для Центральной Гоби (например, в Булган-Сомоне Южногобийского аймака).

В главе «Районы и методика исследования» описана техника учетов и дана характеристика территории Бургултайской опытной станции, где автором были собраны основные материалы для характеристики структуры и динамики типов пастбищ МНР.

Методика исследования включала срезание травостоя на четырех площадках по 2.5 м^2 для определения общей урожайности. Часть укосной массы (какая? *Б. М.*) подвергалась ботаническому анализу, в процессе которого определялось весовое участие отдельных видов в укосе.

Автор достаточно подробно характеризует разнообразную растительность опытной станции, но, к сожалению, эта часть книги имеет немало неясностей, неточностей, а возможно даже и ошибок. Автор не приводит ни одного диагноза выделенных (в весьма большом числе) ассоциаций, называемых по двум-трем обильным видам, не дает ни одной сводной таблицы описаний. Нередко одни и те же сообщества называются поразному; так, господство *Festuca lenensis* дает основание автору говорить то о типчаковых, то о ленско-овсяницевых, то об овсяницевых степях. Понятно, что более точно передает содержание этой формации второе наименование, так как число видов типчака, а тем более овсяницы — огромно. Нельзя относить к мезофильному разнотравью *Peucedanum hystrix* — это типичный горно-луговостепной петрофит. Маловероятно нахождение в остепненных злаково-разнотравных лугах *Festuca altaica*. Этот вид — характерный элемент субальпийского пояса. Еще более смущает упоминание указанного вида в луговых степях рядом со *Stipa krylovii* и *Agrostis trinii*. Кроме того, для луговых степей характерна не *Stipa krylovii*, а *S. baicalensis*.

В книге использованы многие устаревшие названия растений, которые ныне не имеют хождения. Кроме того, для некоторых видов параллельно используется два синонима. Так, тырса *Stipa krylovii* на стр. 36 названа *S. decipiens*. Как разные виды приводятся синонимы — *Iris biglumis* и *I. ensata*. Имеются случаи неправильного написания названий отдельных видов. Так, на одной и той же странице (54) полевица монгольская названа верно — *Agrostis mongolica* и неверно — *Agrostis mongholica*, и с этой же ошибкой включена в список растений на стр. 180. Список подобного рода замечаний можно продолжить.

В то же время в этом разделе (в его заключающей части) автор высказывает целый ряд очень полезных практических рекомендаций, которые предваряют следующие главы, посвященные степным, луговым и пустынно-степным пастбищам.

Эти три главы построены по единому плану и их целесообразно рассмотреть вместе, так как они концентрируют оригинальные материалы автора. Бесспорно, они являются самой ценной частью книги, которая обеспечит ей популярность среди зоотехников, геоботаников, работающих в системе Гипрозема, и всех исследователей, изучающих пастбища.

Автор провел стационарное изучение 8 участков растительности.

Степные пастбища представлены разнотравно-типчаковыми, хамародосово-типчаковыми, нителистиниково-типчаковыми, разнотравно-мелкодерновиннозлаковыми, острецово-мелкодерновиннозлаковыми и житняково-змеевково-ковыльными травостоями. Для изучения луговых сенокосов в качестве опытного участка был выбран уникальный по продуктивности и агроботаническому составу люцерново-костровый луг, для изучения пустынно-степных пастбищ — луково-ковыльковая степь. Все эти сообщества (исключая люцерново-костровый участок) весьма характерны для Монголии и их выбор следует признать удачным. Однако ими не исчерпывается все разнообразие растительности страны — полностью выпали из поля зрения исследователя пустынные типы травостоев, альпийские кобрезники и т. д. Отсутствие сведений о динамике пастбищ этих типов не может быть поставлено в вину автору, но оно в известной мере противоречит заголовку книги, который обещает дать характеристику структуры и динамики всех основных типов пастбищ Монголии. Названию книги противоречит также включение в нее сведений о люцерново-костровом луге.

Программа стационарных наблюдений, выполненных Калининой, была обширной и заслуживает высокой оценки. Наблюдения проводились круглогодично, что особенно ценно для страны с развитым животноводством, где скот использует пастбища в течение круглого года. К сожалению, значительно более мощная по числу участников Советско-Монгольская экспедиция вела наблюдения за травостоем только в течение летнего времени, что снижает ценность полученных результатов.

Для каждого изученного участка автором приводится полное описание растительного сообщества с указанием биологических типов по Раункьеру, продолжительности жизни каждого вида и строения надземной и подземной частей. В большинстве своем эти описания сопровождаются оригинальными рисунками вертикальных проекций и результатами микрокартирования (часть рисунков выполнена Ц. Даважамцем). Приводятся фенологические спектры, кривые цветения, данные о валовой урожайности в разные сезоны года, кривые динамики протеина для всего травостоя в целом и биохимическая характеристика отдельных наиболее важных растений. Подробно описываются изменения, происходящие в травостое в различные сезоны года, причем для разных типов пастбищ число выделенных фенофаз различно. Описания состояния травостоев по сезонам очень насыщены и включают сведения самого различного характера — от физиономического аспекта до изложения опыта аратов по использованию пастбища в то или иное время года. Кроме оригинальных материалов, Калинина при характеристике динамики урожая и протеина (а также отавности травостоев) привлекает все имеющиеся на сегодняшний день литературные данные. Описание структуры и динамики урожая на каждом участке заканчивается конкретными сообщениями, важными для практики использования пастбища. В этих заключающих разделы тезисах автором высказано очень много ценного. Не имея возможности рассмотреть эти рекомендации целиком, отметим самые, на наш взгляд, важные.

Для мелкозлаковых пастбищ весьма ценны соображения о неэффективности использования такого приема, как выжигание ветоши, и о губительности для травостоя раннелетнего отчуждения. Автор предлагает сократить сроки раннелетнего выпаса и использовать основную массу травостоя в конце лета и осенью. Это гарантирует нормальное развитие травостоя в следующем году.

Для житняково-змеевково-ковыльных сообществ рекомендованы лишь раннелетний выпас и выкашивание в годы с достаточно большим количеством осадков. При этом автор указывает, что выкашивание угнетает травостой; чтобы обеспечить его нормальное восстановление, выкашивание не может проводиться ежегодно, а должно чередоваться с умеренным раннелетним выпасом. Эта рекомендация особенно ценна, так как проблемы сенокошения в МНР и обеспечения кормами в зимний, а в особенности в весенний период, являются ключевыми для сохранения и увеличения поголовья скота в большинстве районов страны.

Весьма интересен вывод автора о растянутости фенофаз луговых растений и одновершинности кривой цветения кострово-люцернового луга. Заслуживает самого пристального внимания описание опыта образования наледей в условиях пойменных лугов. Такое зимнее орошение при кратковременности заливания полыми водами (в летний период) и крайней сухости весны может во многих случаях существенно повысить урожай сенокосов.

Справедлив вывод Калининой о возможностях резкого повышения урожайности пустынно-степных пастбищ при организации орошения.

Книгу завершает глава «Обсуждение результатов работ», где автор вновь кратко характеризует спектр жизненных форм основных типов пастбищ страны и подводит итоги изучения растительности пастбищ по наиболее важным вопросам — отавность, выжигание ветоши, влияние выпаса, использование пастбищ и обеспечение животноводства кормами. В последнем разделе Калинина, в частности, показывает целесообразность организации травосеяния в северных районах страны с последующей транспортировкой сена в районы, имеющие более сухой климат.

Заканчивая рецензию на книгу А. В. Калининой, нельзя не подчеркнуть своевременности ее публикации. Указанные нами недочеты не касаются того основного круга вопросов, который заинтересует читателя этой книги —закономерностей структуры и динамики урожая пастбищ как основы научной организации их использования и улучшения.

ЛИТЕРАТУРА

Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 60.

Б. М. Миркин.

Башкирский Филиал
Академии наук СССР,
г. Уфа.

Получено 11 V 1974.

УДК 002.01 : 001.815 : 582 : 582.5/.9 (410)

Index Kewensis plantarum phanerogamarum. Supplementum 15 . . . 1966—1970. Ductu et consilio J. Heslop-Harrison. Oxford, Clarendon Press, 1974 : I—IV, 1—151, Ł. 9. 50. (Кью—Указатель явнобрачных растений. Приложение 15 . . . 1966—1970)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Вышло очередное дополнение к известному номенклатурно-библиографическому справочнику, содержащее перечень названий новых таксонов голосемянных и покрытосемянных растений, описанных в мировой литературе за пятилетие (1966—1970 гг.), а также названий, пропущенных в ранее опубликованных выпусках. Каждое название сопровождается библиографической цитатой, отсылающей к источнику, в котором опубликовано описание таксона. Как и в нескольких предшествующих приложениях, звездочками отмечены работы, содержащие изображения данных таксонов.

Особенностью настоящего выпуска является наличие указаний на причины, по которым некоторые описания таксонов не могут считаться действительными в соответствии с современными требованиями «Международного кодекса ботанической номенклатуры».

Значительное место занимают названия, возникшие не в результате описания новых видов, а как продукт номенклатурных разысканий и переименований (например, 195 видов *Ageratina*, 126 видов *Chromolaena* и 52 вида *Fleischmannia*, выделенных из рода *Eupatorium*, и др.). Таких названий здесь явно больше, чем оригинальных.

Наибольшее число новоописаний относится к родам *Astragalus*, *Hieracium*, *Piper*, *Taraxacum*.

В приложении дан посемейственный список новых или забытых родовых названий. При этом учтены разыскания английского систематика Дж. Дэнди, опубликовавшего в 1967 г. список родов, описанных в 1753—1774 гг.

Наибольшее число новых родовых названий зарегистрировано в сем. *Orchidaceae* (преимущественно садовые межродовые гибриды), а также в сем. *Compositae*, *Gramineae*, *Leguminosae*, *Umbelliferae*.

Советская таксономическая литература учтена, как и раньше, достаточно тщательно.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 X 1974.

УДК 002.01 : 582.29 (430.1)

A. Henssen und H. M. Jahns. Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde. Mit einem Beitrag von J. Santesson. Stuttgart, Georg Thieme Verlag, 1974 : 1—480, 142 Abb., 8 Tabl., DM 19. 80. (**А. Хенссен и Х. М. Янс.** Лишайники. Введение в лихенологию. С разделом, составленным Дж. Сантессоном. 1974)

N. S. GOLUBKOVA. (A REVIEW)

Рецензируемая книга А. Хенссен и Х. М. Янса является первой крупной работой на немецком языке за последние 40 лет, в которой обобщены результаты современных исследований в области лихенологии.

Книга делится на общую и специальную части. Общая часть состоит из 11 глав. Она начинается с очерка истории лихенологии, далее обсуждаются вопросы происхождения лишайников и их место в системе растительного мира, описывается морфологическое и анатомическое строение лишайников и их органов плодоношения; затем следуют очерки по физиологии и химии лишайников (раздел, написанный Дж. Сантессоном); далее рассматриваются проблемы симбиоза и синтеза их слоевища, описываются экология, географическое распространение и хозяйственное значение этих растений. В специальной части рассматриваются классификация и таксономия лишайников, их место в системе грибов. Основной объем этой части занимает предложенная авторами новая филогенетическая система лишайников.

Книгу нельзя считать компилятивным трудом. Одним из ее больших достоинств является публикация новых данных по развитию плодовых тел лишайников. Главы, посвященные этому вопросу, базируются на неопубликованных результатах исследований, проведенных авторами монографии.

Большой заслугой авторов является попытка разобраться в сложных вопросах филогении и происхождения лишайников, найти их место в общей системе растительного мира. Как видно из 2-й главы общей части книги «Состав и происхождение лишайников», авторы разделяют взгляды Наннфельда (Nannfeld, 1932), считающего лишайники не особым таксоном, а биологической группой грибов. Отмечается, что разные грибы могут образовывать лишайники с разными водорослями. Но тогда возникает вопрос — какое определение можно дать лишайнику? Во всех ли случаях совместная жизнь гриба и водоросли приводит к формированию лишайника? Авторы предлагают следующее определение: лишайники — это все грибы, которые в своем питании облигатно связаны с определенными водорослями и составляют с ними морфо-физиологическое единство. Внешний облик лишайников может отличаться от внешнего облика обоих свободноживущих партнеров, хотя так бывает не всегда.

В конце главы затрагиваются крайне сложные вопросы происхождения лишайников. Так, рассматривая лихенизированных [1] базидиомицетов, которые слабо отличаются от нелихенизированных ближайших родственников, они выражают сомнение о том, что сапрофитные базидиомицеты филогенетически старше. Авторы предполагают, что некоторые из лихенизированных базидиомицетов вторично перешли к симбиотическому образу жизни. Аскомицетные лишайники в отличие от свободноживущих грибов часто развивают высокодифференцированные талломы.

По мнению Хенссен и Янса, лихенизированные аскомицеты произошли от довольно примитивных форм сапрофитных аскомицетов. Разнообразные слоевища образовались позже, в результате длительного эволюционного развития в симбиозе с водорослями.

В этой маленькой главе, занимающей всего четыре страницы, изложены взгляды авторов, которые послужили фундаментом для построения классификации лишайников; поэтому они помещают лишайники в системе грибов и признают их полифилитическое происхождение.

Центральной, по мнению самих авторов, является 4-я глава, посвященная органам плодоношения лишайников и основанная главным образом на оригинальных исследованиях.

Впервые Наннфельд (1932) на основе изучения онтогенеза плодовых тел предложил различать у аскомицетов две большие группы — асколокулярных и аскогимениальных грибов. В рецензируемом труде его исследования получили дальнейшее развитие. Так, было установлено, что у лишайников встречаются оба типа развития, а также наблюдаются особые промежуточные формы, причем развитие аскокарпа у лишайников имеет ряд особенностей по сравнению с нелихенизированными аскомицетами.

Авторы отмечают, что типичные асколокулярные грибы большей частью нелихенизированные. Они являются обычно парасимбионтами [2] лишайников или паразитами и эпифитами на высших растениях. Хенссен и Янс причисляют к этой группе 5 порядков: *Myriangiales*, *Dothideales*, *Pleosporales*, *Hysteriales* и *Microthyriales*, исключая часто помещаемые в эти порядки семейства пиренокарповых и гастерокарповых лишайников. Среди этих порядков грибов лихенизированные представители встречаются лишь в двух — у *Pleosporales* (сем. *Arthopyreniaceae*) и *Dothideales* (сем. *Mycoporaceae*). Морфогенез плодового тела асколокулярных грибов начинается с возникновения особой ткани — стромы, внутри которой позднее возникают сумки в особых камерах, называемых локулями. При этом настоящего гимениального слоя не образуется и настоящие парафизы отсутствуют. Этот процесс протекает неодинаково в разных группах грибов; авторы описывают три типа онтогенеза плодовых тел асколокулярных грибов.

Основная часть аскомицетных лишайников принадлежит к группе аскогимениальных грибов. В специальной части книги аскогимениальные лишайники рассматриваются как филогенетически очень древняя группа, которая благодаря их симбиотическому образу жизни рано отделилась от других грибов и далее развивалась самостоятельно. Только немногие семейства этих лишайников обнаруживают тесную связь с нелихенизированными формами.

Морфогенез аскогимениальных лишайников начинается с закладки аскогона. В сем. *Collemataceae* аскокарп образуется из одного аскогона. У всех других лишайников аскокарп развивается из многих аскогонов и окружающих их гиф. Дальнейшее формирование аскокарпа в разных группах лишайников происходит разными путями. Авторы описывают три типа онтогенеза плодовых тел аскогимениальных лишайников.

У представителей порядка *Arthoniales* наблюдается промежуточный тип развития плодовых тел, объединяющий характерные признаки как аскогимениального, так и асколокулярного типа развития. Эти новые данные по онтогенезу плодовых тел лишайников являются крупным вкладом в изучение этой группы. Именно они делают труд Хенссен и Янса настольной книгой каждого лихенолога.

Результаты этих исследований положены в основу новой филогенетической системы лишайников, изложенной в книге. Как отмечают авторы, их система является значительно расширенным и исправленным вариантом более ранних классификаций (Santesson, 1950, 1952).

---

[1] Лихенизированными грибами некоторые исследователи в настоящее время называют грибы, которые в результате симбиоза с водорослями претерпели существенные структурные и физиологические изменения.

[2] Парасимбионт — гриб, развивающийся на слоевище лишайника и вступающий в симбиотические отношения с его водорослью.

Авторы помещают лишайники в систему грибов. Так, в классе *Ascomycetes* они выделяют 2 подкласса — *Endomycetidae* и *Ascomycetidae*. Представители этих подклассов различаются развитием системы аскогенных гиф и строением плодовых тел. К *Ascomycetidae* отнесены все лихенизированные аскомицеты (16000 видов). Далее на основе признаков развития плодовых тел этот подкласс разделен на три группы: 1) аскогимениальные грибы, 2) асколокулярные грибы и 3) промежуточная группа. В подклассе *Ascomycetidae* девять порядков включают лихенизированные грибы: *Caliciales*, *Lecanorales*, *Gyalectales*, *Ostropales*, *Sphaeriales*, *Verrucariales*, *Arthoniales*, *Pleosporales*, *Dothideales*. При выделении порядков принимается во внимание главным образом тип онтогенеза плодовых тел. Так, например, на основе признаков онтогенеза в порядок *Lecanorales* включены 23 семейства, при этом и такие, до сих пор считавшиеся филогенетически далекими семейства, как *Collemataceae*, *Parmeliaceae*, *Lecideaceae*, *Cladoniaceae*, *Lichinaceae*, *Placynthiaceae*, *Heppiaceae*, *Teloschistaceae*, *Physciaceae* и др.

Среди базидиомицетов только 2 порядка содержат лихенизированных представителей: *Aphyllophorales* (сем. *Corticiaceae* и сем. *Clavariaceae*) и *Agaricales* (сем. *Tricholomataceae*).

Чем же принципиально отличается эта система от широкоизвестной и принятой большинством лихенологов системы Цальбрукнера (Zahlbruckner, 1907, 1926)? Во-первых, в отличие от Цальбрукнера не признается систематической самостоятельности лишайников и они помещены в систему грибов; во-вторых, при ее построении в основу положены признаки «онтогенеза и развития» плодовых тел, а не их форма и строение.

Нет никаких сомнений в том, что новая филогенетическая система лишайников представляет большой интерес. Система А. Цальбрукнера, созданная еще в начале нашего столетия, очень устарела и перестала удовлетворять лихенологов. Поэтому не случайно в последние годы начались настойчивые поиски путей создания новой системы (Santesson, 1950, 1952; Окснер, 1956, 1968, 1974; Hale, 1967). Система, предложенная Хенссен и Янсом, выгодно отличается тем, что построена на большом фактическом материале по развитию плодовых тел, полученном в результате их собственных исследований.

Заслуга авторов состоит в том, что ими найдены пути создания филогенетической системы лишайников на новой основе. Кроме того, впервые в истории лихенологии при характеристике семейства дано подробное описание процесса развития плодовых тел. Большой фактический материал, приведенный в книге, представляет огромную ценность для каждого лихенолога, будь он сторонником или противником системы А. Хенссен и Х. М. Янса.

Монография отличается строгостью и четкостью изложения материала. Чувствуется прекрасное знание авторами тончайших особенностей изучаемых ими объектов. Книга богато иллюстрирована оригинальными и простыми по форме рисунками. Публикация оригинального материала по развитию плодовых тел лишайников и новая филогенетическая система этих растений делают эту книгу заметным явлением в мировой лихенологии.

Н. С. Голубкова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 12 XI 1974.

УДК 019. 941 : 002.01 (075) : 58

W. H. Müller. Botany. A functional approach. Third Edition. Macmillan Publishing Co., Inc. New York, 1974 : 1—600. (**В. Х. Мюллер.** Ботаника. Функциональный подход. 3 изд., 1974)

YU. V. GAMALEY. (A REVIEW)

Книга Вальтера Мюллера — это учебник для изучающих односеместровый курс ботаники в американском колледже. Она включает основы цитологии, морфологии, анатомии, физиологии, генетики, систематики и экологии растений, которые изложены в достаточно доступной форме, но тем не менее довольно подробно, с учетом новейших данных, полученных за последние годы в этих областях. «Ботанику» В. Мюллера трудно сопоставить с каким-либо из отечественных учебных изданий. По количеству информации она близка к университетскому курсу ботаники, но все же уступает ему в этом отношении. Стиль изложения настолько прост и хорош, что усвоение этого энциклопедического по содержанию курса, по-видимому, не должно составить особого труда и для школьника старших классов.

Книга отличается большой оригинальностью в отношении выбора обсуждаемых вопросов и манеры их освещения. Автор поставил и успешно осуществил задачу создания учебника широкого общеобразовательного плана, формирующего ботаническое мировоззрение как часть биологического и вообще научного мировоззрения.

Книга состоит из 32 глав. 1-я глава посвящена определению предмета ботаники и отдельных ее отраслей. В эту главу включен и специальный раздел по основам ве-

дения научной работы, в котором дается определение задач и методов научного исследования. Это несколько необычно для сугубо ботанической учебной литературы, но не лишено смысла, учитывая, что книга написана в расчете на молодого читателя, предполагающего специализироваться в той или иной области исследовательской работы. Во 2-й главе изложен ряд физических и химических принципов, знание которых необходимо для понимания жизни растений. Это также не совсем обычно, но представляется вполне удачным, поскольку позволяет оперировать более емкими категориями в тексте последующих глав. 3-я и 4-я главы соответственно посвящены морфологии и физиологии клетки, они дают читателю представление о клеточных основах организации живого организма. Эти главы составлены превосходно, с использованием самых современных сведений; в то же время они лаконичны и вполне доступны. Их содержание демонстрирует единство структурной и функциональной организации всего живого. Следующие пять глав (6—10) отведены морфологии и анатомии растений. Несмотря на то что название книги предполагает функциональный уклон ее содержания, вопросы структурной ботаники освещены весьма подробно. В 10—15-й главах изложены основные вопросы физиологии растений (типы реакций, ферменты, понятие метаболизма, фотосинтез, дыхание, транспирация, минеральное питание, корреляция процессов). Помимо теории в этих разделах много места отведено методическим и прикладным вопросам агробиологии. В 16-й главе помещен небольшой раздел по основам почвоведения. Он не кажется инородным, хотя и не имеет непосредственного отношения к ботанике. Эти сведения, как и ряд других, приведенных в книге, не лишни; они создают определенную логическую завершенность текста книги, преследующей общеобразовательную цель. 17-я глава вводит читателя в область генетики; в ней подробно изложены основные генетические понятия и описаны приемы селекционной работы с растениями. Проблемы анатомии, физиологии и генетики рассмотрены на материале цветковых растений. Далее ряд глав посвящен систематике растений (главы 18—26). Описания отделов растений не ограничены сведениями об их специфике, месте в кругообороте веществ и роли в жизни и хозяйственной деятельности человека. Несмотря на краткость, они составлены так, что могут служить основой для глубокого анализа эволюционных аспектов. Глава 27-я знакомит с эволюционным учением, его основными положениями и проблемами. Подробно изложена история развития эволюционных идей. Глава 28-я посвящена росту, развитию, цветению, гормональной регуляции, ростовым движениям. Завершает книгу (главы 29—32) обзор проблем экологии. В той или иной мере в тексте этих глав нашли отражение практически все аспекты взаимоотношений растений и среды. Чрезвычайно тщательно рассмотрены популяционные проблемы и проблема загрязнения среды. Учитывая актуальность этих вопросов, они разобраны подробно, с использованием статистических данных и примеров как позитивных, так и негативных решений ряда конкретных практических задач в США. В учебной ботанической литературе этим вопросам, пожалуй, впервые отведено столь значительное внимание. Их обсуждение в ботаническом курсе вполне уместно.

Каждая глава снабжена краткими выводами, суммирующими ее содержание, и списком вопросов, преследующих цель не столько закрепить в памяти содержание главы, сколько вызвать у читателя творческий подход к рассматриваемым проблемам, желание познакомиться с рекомендуемой литературой, список которой помещен в конце каждой главы. В конце книги имеются глоссарий, обширный предметный указатель и ряд приложений. Текст книги иллюстрируется большим числом рисунков, схем, таблиц, графиков и фотографий. Обилие иллюстраций, грамотность и отличное качество их не могут не вызвать удовлетворения у самого взыскательного читателя. Оформление книги заслуживает высокой оценки и может служить образцом для ботанических изданий.

Назвать недостатки книги довольно трудно. Это бесспорно удачный курс, ознакомление с которым должно вызвать у читателя интерес к предмету. И по форме, и по содержанию книга производит цельное впечатление. Желания подвергать в ней что-либо критике не возникает. Все же стоит отметить, что изложение материала не везде выдержано на одинаковом уровне: одни вопросы представлены развернуто, с большим числом подробностей, другие — весьма упрощенно, на наш взгляд. Возможно, это объясняется особенностями американской учебной программы. Нельзя полностью согласиться с некоторыми деталями трактовки популяционных проблем.

Среди русских читателей «Ботаника» В. Мюллера в первую очередь заслуживает внимания специалистов, работающих над составлением и изданием аналогичных отечественных учебников.

Книга, несомненно, достойна перевода на русский язык. В качестве дополнительной литературы она была бы чрезвычайно полезна для учащихся и преподавателей школы и вузов.

Ю. В. Гамалей

Получено 14 X 1974.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (100) (063)633.2/.3

НА XII МЕЖДУНАРОДНОМ КОНГРЕССЕ ПО ЛУГОВОДСТВУ (11—20 июня 1974 г., МОСКВА)

E. P. MATVEYEVA. AT THE XII INTERNATIONAL CONGRESS ON MEADOW-BREEDING (JUNE 11—20, 1974, MOSCOW)

Современные конгрессы по луговодству ведут свое начало от конференции луговодов стран Северной и Центральной Европы, которая состоялась в г. Лейпциге (Германия) в 1927 г. В ее работе участвовало всего 26 делегатов. На этой конференции было решено проводить встречи луговодов каждые 3—4 года.

Следующим местом встречи, состоявшейся в 1930 г., был г. Упсала (Швеция), затем, в 1934 г. — Цюрих (Швейцария). Это последнее чисто европейское совещание вынесло решение на следующие форумы приглашать представителей и других континентов, придав им значение конгрессов. И на IV конгрессе, состоявшемся в 1937 г. в Аберистуите (Англия), присутствовали уже специалисты из разных стран мира. Последующие конгрессы происходили в 1949 г. в г. Нордвале (Нидерланды), в 1952 г. в Пенсильвании (США), в 1956 г. в г. Пальмерстоне (Новая Зеландия), где впервые были и ученые Советского Союза, принимавшие деятельное участие во всех последующих конгрессах. В 1960 г. конгресс луговодов проходил в г. Рединге (Англия), в 1964 г. в г. Сан-Пауло (Бразилия), в 1967 г. в г. Хельсинки (Финляндия), в 1970 г. в г. Мельбурне (Австралия).

Последний, XII конгресс по луговодству, состоялся в Москве (СССР) в 1974 г. На нем присутствовали 700 представителей из 41 страны всех континентов мира. Во время регистрации участникам конгресса вручались следующие материалы: программа работы, глоссарий (словарь специальной терминологии); 9 томов тезисов докладов на русском и английском языках общим объемом 3522 стр.; красочная иллюстрированная книга «Растения сенокосов и пастбищ»; приглашения — на церемонию открытия конгресса, на посещение Всесоюзного научно-исследовательского института кормов им. В. Р. Вильямса (ВИК), на концерт и прием, а также значки конгресса.

12 VI конгресс открыл министр сельского хозяйства СССР Д. С. Полянский. После оглашения приветствий начались первые пленарные доклады.

Заместитель министра сельского хозяйства СССР **П. И. Морозов** выступил с сообщением «Сельское хозяйство Советского Союза», а министр мелиорации и водного хозяйства СССР **Е. Е. Алексеевский** сделал доклад «Значение мелиорации в решении проблемы кормопроизводства». Содержание этих сообщений хорошо известно советским ученым из периодической печати.

Следующим был доклад профессора агрономии Флоридского университета в Гейнсвилле **Д. Е. Мак-Клауда** «Мировые пастбища и их изменение в результате деятельности человека».

Как сказал докладчик, на земле существуют четыре естественные растительные формации: леса, луга, пустыни, тундра; очевидно, он включает в понятие луга все травянистые сообщества, в том числе степи. В период максимального оледенения 28% поверхности земли было покрыто льдами и в это время тундра занимала огромные площади. В конце плейстоцена льды отступили, оставшись не более чем на 10% земной поверхности. В это время травяная растительность заняла около 20% территории суши. Для первобытного человека она явилась главным источником питания, так как в то время он был еще лишь одним из хищников, потреблявшим дикорастущие растения и животных. Человек эпохи неолита с помощью огня создал обширные площади пастбищ на месте лесов (в Новой Зеландии, США, Южной Америке, в Индии, СССР и др.). В настоящее время сенокосы и пастбища мира занимают 3.1 млрд га, т. е. в 2 раза больше, чем пахотные угодия. В 1972 г. во всем мире зафиксировано 1.3 млрд единиц домашнего скота. В среднем на душу населения приходится 0.35 единицы. Среднее мировое количество молока на одну корову в год составляет 1856 кг, что на 8% больше по сравнению с 1963 г. Мировое производство мяса за это же время увеличилось на 25%. За последние 10 лет площадь мировых пастбищ несколько уменьшилась, но повысилась их продуктивность, главным образом за счет внесения удобрений. В опубликованном докладе Мак-Клауда имеется 5 таблиц с данными многих стран мира о площади пастбищ, поголовье скота, населении, производстве молока и мяса.

На следующем пленарном заседании, состоявшемся 13 VI, было сделано 11 докладов.

М. А. Смурыгин (ВИК, Московская обл., ст. Луговая) осветил «Основные направления научных исследований по луговодству в СССР». Он рассказал о научно-методической и координационной деятельности института и исследованиях, ведущихся в подведомственных ему научных учреждениях, расположенных во всех природных зонах страны. Остановился он и на истории возникновения луговодства в России в середине XIX века и его развитии после Октябрьской революции до наших дней. Докладчик упомянул имена ряда выдающихся ученых — основоположников отечественного луговодства: В. Р. Вильямса, И. В. Ларина, Л. Г. Раменского, С. П. Смелова, Л. А. Чугунова и их последователей — Т. А. Работнова, Р. И. Тоомре, В. И. Евсеева, Н. Г. Андреева, Ш. М. Агагабяна, Н. Т. Нечаеву, И. А. Цаценкина, Д. А. Иванова, И. П. Минину, Н. С. Конюшкова, П. И. Ромашова и др.

Смурыгин указал, что теоретической основой для разработки практических приемов в луговодстве служат исследования по биологии и экологии растений, фитоценологии. Одним из важных направлений является геоботаническое изучение растительного покрова и культуртехнического состояния сенокосов и пастбищ СССР, составляющих вместе с оленьими пастбищами более 700 млн га. Учеными ВИКа выявлена зависимость обилия видов кормовых растений в растительных сообществах от степени увлажнения, богатства и засоленности почв и других факторов среды обитания. Разработаны экологические шкалы для европейской части СССР, Кавказа, Казахстана, Средней Азии, Алтая, Урала и других районов страны. Разрабатываются экологические шкалы для лесотундры и тундры. Учеными института и его сети проводятся исследования по всем направлениям, связанным с кормопроизводством в СССР.

Доклад **Н. Т. Нечаевой** (Академия наук Туркменской ССР, Институт пустынь, Ашхабад), носил название «Структура фитомассы и урожайность пустынных пастбищ Средней Азии в связи с составом жизненных форм растений». Она подчеркнула, что растительный покров пустынных пастбищ состоит из различных жизненных форм — от деревьев до однолетних трав — и характерен разнообразием структуры растительных сообществ как в надземной, так и в подземной сферах. Высота надземных органов и глубина проникновения подземных органов обусловливают различную степень освоения растениями воздушной и почвенной среды, а следовательно, и различную продуктивность пастбищ. Наиболее продуктивными и разнообразными в пустынях Средней Азии по составу и качеству кормов являются кустарниковые пастбища, сформированные растениями различных жизненных форм. Такие пастбища наиболее устойчивы и пригодны к использованию почти круглый год. Поэтому улучшение пастбищ должно идти в направлении создания сообществ из растений разных жизненных форм, приспособленных к совместному существованию в условиях аридной зоны.

Н. Г. Андреев (Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, кафедра луговодства) кратко охарактеризовал «Потенциальные возможности сенокосов и пастбищ Советского Союза» в позональном разрезе. Он показал, что основные приемы улучшения естественных кормовых угодий (мелиорация, химизация, механизация и др.) способны увеличить их продуктивность в 2.5—3 раза. Для тундровой зоны, кроме использования растительности природных кормовых угодий (оленьих пастбищ), основным резервом увеличения количества кормов является культура перспективных кормовых растений. В лесной зоне, по мнению докладчика, главным направлением повышения продуктивности сенокосов и пастбищ является их коренное улучшение с применением удобрений, осушения, а в ряде случаев и орошения. К этому следует добавить, что многие травостои естественных лугов лесной зоны сформированы ценными кормовыми растениями, которые способны и без коренного улучшения, а лишь при поверхностном внесении удобрений, особенно азотных, повысить продуктивность в 2—3 раза, давая очень высокие урожаи зеленого корма и сена. Особое внимание Андреев уделил разработке научных основ создания и эксплуатации орошаемых культурных пастбищ.

Сообщение **С. К. Пандея, Н. Р. Манкада, Х. К. Джайна** (Саураштранский университет, Отделение биологических наук, Индия) «Потенциальная чистая первичная продуктивность пустынных и полупустынных пастбищ Индии» касалось растительности западных районов страны. Поскольку в этих районах развитие и продуктивность растительности зависят главным образом от наличия достаточного количества воды, в исследованиях и было уделено внимание влиянию этого фактора. Выявлена корреляция чистой первичной продуктивности с эколого-климатическими параметрами и их значение для прогнозирования продуктивности. Показатели месячных температур и осадков подвергались математической обработке по методу Торнтуэйта и Матера и были получены весьма достоверные данные. Опубликованный доклад содержит три таблицы с расчетными данными и картой изученных аридных районов Западной Индии. Доклад представляет большой интерес с точки зрения подведения итогов исследований по Международной биологической программе.

Доклад **И. В. Минденхоуда, П. Ф. Ван-Бурга, Б. Дейнума, Й. П. Г. Дирвена** и **М. Л. Т. Харта** (Отделение полевых культур и пастбищного хозяйства Вагенингенского сельскохозяйственного университета и Сельскохозяйственного бюро нидерландской промышленности азотных удобрений, Гаага) «Влияние высоких доз азотного удобрения и адекватного использования пастбищ на их продуктивность и показатели продуктивности крупного рогатого скота, в частности на постоянных пастбищах в умеренных зонах», был посвящен чрезвычайно актуальной проблеме современного луговодства. В настоящее время установлена целесообразность и рентабельность внесения высоких доз азотных удобрений на луговые травостои умеренных зон, не вызывающих отрицательных побочных влияний на здоровье животных и на живото-

водческую продукцию. В Нидерландах сумма азотных удобрений, вносимых на пастбища за вегетационный сезон, составляет до 350—500 кг/га при 6—8 циклах использования и внесении азота в количестве от 60 до 100 кг/га под каждый укос или стравливание. С пастбищ, интенсивно удобряемых азотом, получают до 10 000 литров молока с га или 5000 л от одной коровы, что свидетельствует о высокой кормовой ценности и продуктивности травостоев. Но высокие дозы азота, ускоряя рост и побегообразование растений, требуют внимательного отношения к использованию пастбищ, чтобы не допустить полегания и затаптывания трав. Как считают авторы, высокие дозы азота — это не отдельное мероприятие, а часть совершенно новой системы луговодства и пастбищного хозяйства.

Следующие три доклада посвящены селекции кормовых растений. **И. М Гаусман** (Научно-исследовательский институт кормовых культур, г. Лоди, Италия) осветил «Новые теоретические и практические аспекты в селекции многолетних трав». Он обратил внимание на то, что для окончательного выведения сорта недостаточна его апробация в широкорядных посевах, как это принято. Исследования показали неустойчивость таких сортов в плотных посевах. Поэтому, прежде чем считать селекционную работу законченной, необходимо апробировать сорт в плотных посевах и добиться устойчивости выведенных признаков сорта. Исследования, проводимые на люцерне, показали, что сорта, выведенные в сплошных посевах, дают прирост урожая на 30%.

Д. Х. Хейнрикс (Научная сельскохозяйственная станция Канады, Свифт-Каррент, Министерства сельского хозяйства, штат Саскачеван) сделал сообщение «Селекция злаков и бобовых для пастбищ в Канаде». Он подчеркнул, что выведение сортов растений для пастбищ — процесс многогранный. Надо в течение многих лет изучать биологию многолетнего растения, его взаимодействие с динамичными факторами среды обитания и влияние пасущихся животных, которое в свою очередь является многообразным. Он отметил, что в Канаде, помимо местных видов растений в селекции используются многочисленные виды, интродуцированные, из стран Северной и Центральной Европы и Сибири. Наиболее успешные методы селекции в Канаде основаны на концепциях популяционной генетики. Как правило, отбор практикуется на протяжении нескольких поколений, и селекционные линии оцениваются по продуктивности потомств. Для создания синтетических сортов используется способность комбинирования по важным признакам. Большие успехи получены в создании люцерны с корневищами и злаков, хорошо приспособленных для пастбищных травостоев. Осуществляется широкая программа создания для пастбищ сортов люцерны, не вызывающих тимпании. При сортоиспытаниях используют непосредственный выпас животных на пастбище с селекционными сортами.

Доклад **Э. М. Хаттона** и **Д. Дж. Минсона** (Отдел тропической агрономии, Каннингемская лаборатория, Милл Роуд, штат Квинсленд, Австралия) носил название «Отбор и селекция тропических растений для увеличения продуктивности животных». В нем сообщалось о схеме полевых опытов и уходе за растениями, позволяющими получить улучшенные сорта. К числу оцениваемых признаков относятся: выход сухого вещества, кормовая ценность, устойчивость к стравливанию, совместимость в травостое разных видов, отсутствие в его химическом составе нежелательных соединений, устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным факторам среды, способность бобовых образовывать большое количество клубеньков с азотфиксирующими бактериями, а также общая высокая продуктивность и, в частности, семян товарного качества.

В докладе приведены названия тропических видов, с которыми работали авторы, и интересная таблица, в которой содержатся данные о средней поедаемости, переваримости сухого вещества, пепсин-растворимом сухом веществе и проценте облиственности шести сортов *Panicum.*

В. Крайль (Академия сельскохозяйственных наук, Институт кормопроизводства, Полиненауэ, ГДР) «Организация и использование высокопродуктивных пастбищ в крупных животноводческих хозяйствах», для ботаников особого интереса не представил, так как касался в основном экономики и технологии производства продуктов животноводства.

Э. Циммер (Институт луговодства и консервирования кормов, научно-исследовательский сельскохозяйственный центр Д-33, Брауншвейг, ФРГ) сделал доклад «Теоретические и практические аспекты консервирования зеленых кормов». Он сообщил, что животноводство во всем мире поставлено перед этой проблемой в связи с возрастающей потребностью в улучшении качества объемистых кормов. Общей тенденцией является уменьшение потерь и сохранение питательных веществ, содержащихся в зеленом корме, улучшение их поедаемости, перевариваемости и т. д. Далее он остановился на технологии сушки и силосования и на экономике производства консервированных кормов.

Близкие вопросы были затронуты в докладе **Р. Д. Уилкинса** (Научно-исследовательский институт пастбищ, Хэрли, Мейденхед, Беркшир, Англия) «Научный и технический прогресс в обезвоживании кормовых культур». Он сообщил, что мировое производство измельченных обезвоженных кормов за последние 10 лет удвоилось. Измельчение и обезвоживание фуража несколько повышает его кормовую ценность и усвоение корма животными, в результате чего увеличивается их продуктивность. Особенно эффективно кормление скота силосом в сочетании с обезвоженными кормами.

Заканчивая обзор пленарных докладов, следует отметить то новое, что появилось в исследованиях по кормопроизводству за последние годы.

Пожалуй, главным является постановка разносторонних комплексных исследований в системе «Почва—растение—животное—животноводческая продукция», ставшее девизом XII Международного конгресса по луговодству, однако такие очень сложные исследования еще не получили должного широкого развития. Следующим важным аспектом является изучение биологии кормовых растений в условиях интенсивной культуры с применением больших доз азота в травостоях злаков. Это позволяет выявить их потенциальные возможности продуцирования фитомассы. Но, к сожалению, опыты подобного рода проводятся на крайне ограниченном видовом составе растений. В странах Европы работы ведутся в основном с 7—10 видами растений: *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Poa pratensis*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Medicago sativa* и немногими другими. Между тем флора мира богата и разнообразна и надо шире использовать ее в селекции, интродукции, в опытах с высокими дозами удобрений (особенно азотных — в опытах со злаками). Это позволит вскрыть большие потенциальные возможности увеличения выхода разнообразных по качеству кормов. В этом направлении довольно много нового сделано в аридных районах мира, где традиционные европейские виды не могут конкурировать с местными дикорастущими растениями.

Последний день конгресса был посвящен подведению итогов работы секций и принятию резолюций. Был обсужден вопрос о месте проведения следующего конгресса, совпадающего по времени (1977 г.) с 50-летием со дня первой конференции по луговодству в Лейпциге. Принято решение провести конгресс в этом же городе.

Остается добавить, что, кроме заседаний, все участники конгресса имели возможность посетить Всесоюзный научно-исследовательский институт кормов, Московскую сельскохозяйственную Академию им. К. А. Тимирязева, Выставку достижений народного хозяйства и Международную выставку «Кормопроизводство — 1974».

Мы ничего не сказали о работе секций, на которых было выслушано более 350 сообщений. В кратком обзоре невозможно прокомментировать их содержание даже частично и мы предполагаем сделать это в следующей статье.

ЛИТЕРАТУРА

Пленарные доклады. (1974). Оргкомитет XII Международного конгресса по луговодству. (Ротапринт). М.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
имени В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1974.

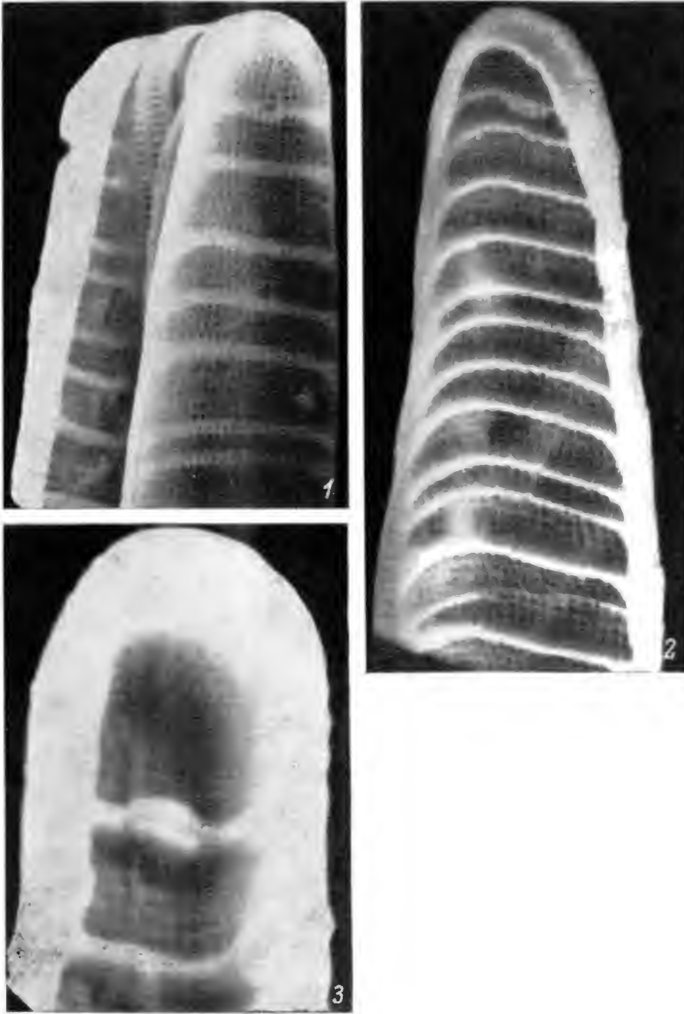
Vol. LX **№ 5**

May, 1975

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Таблица I

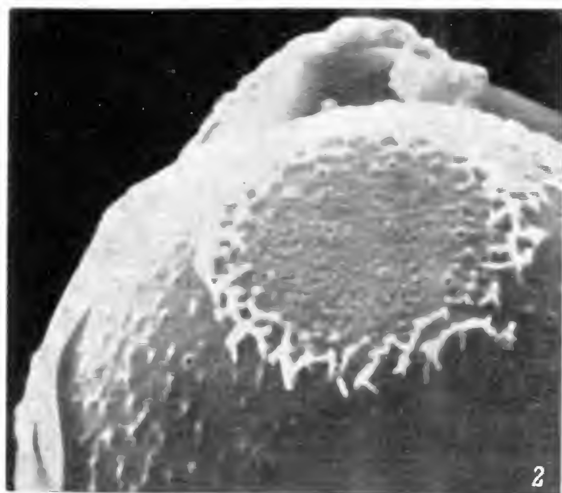


Diatoma vulgare var. *lineare* Grun. (СЭМ).

1 — часть панциря; *2* — часть внутренней поверхности створки; *3* — то же (хорошо различим губовидный вырост). *1*, *2* — ×10 000; *3* — ×23 000.

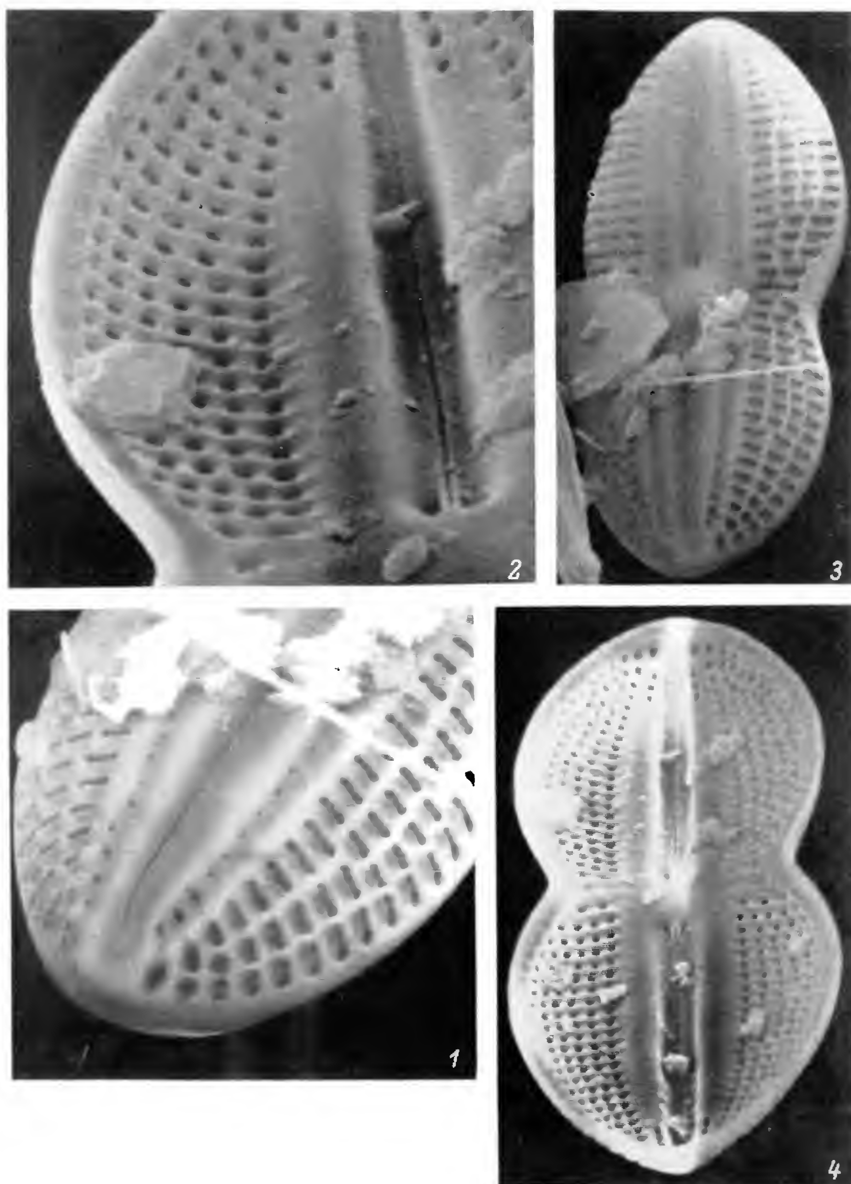
Таблица II





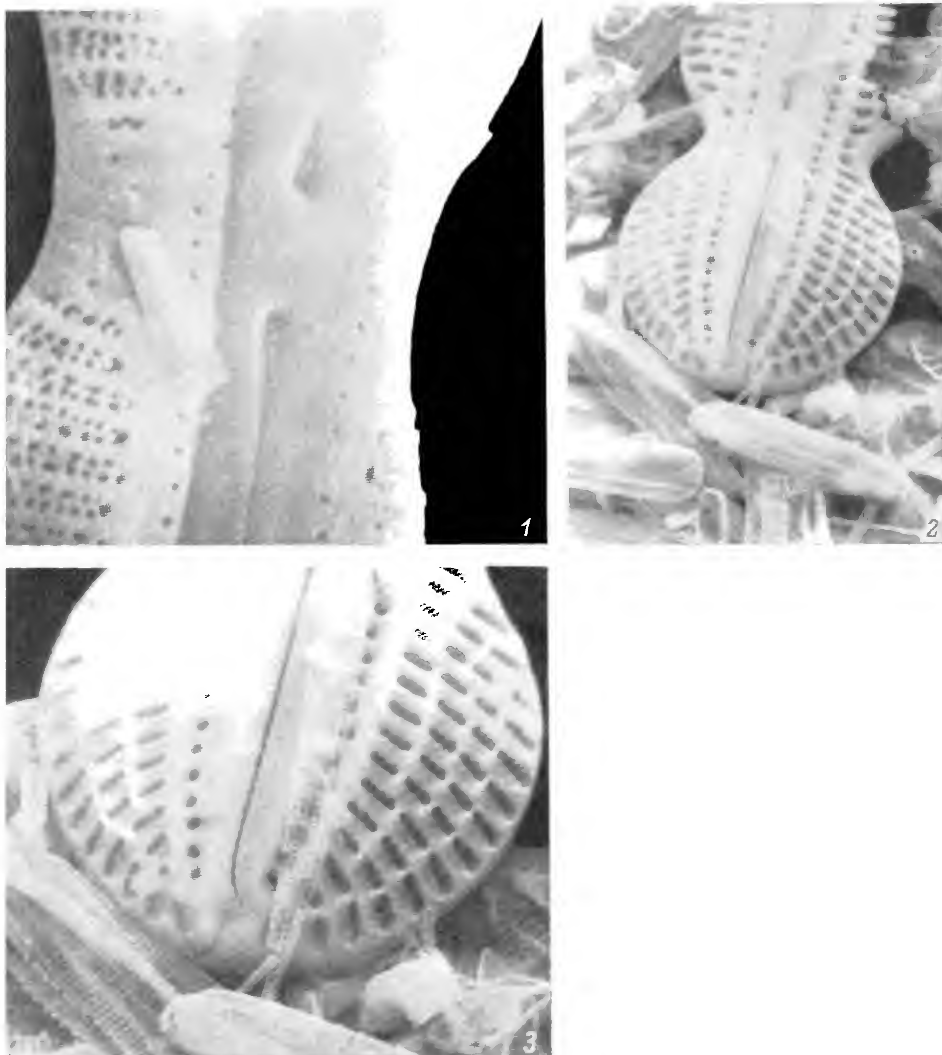
Melosira moniliformis var. *subglobosa* Grun. (*1*, *2*) (СЭМ).

Часть панциря, ×6000.



Diploneis didyma (Ehr.) Cl. (СЭМ).

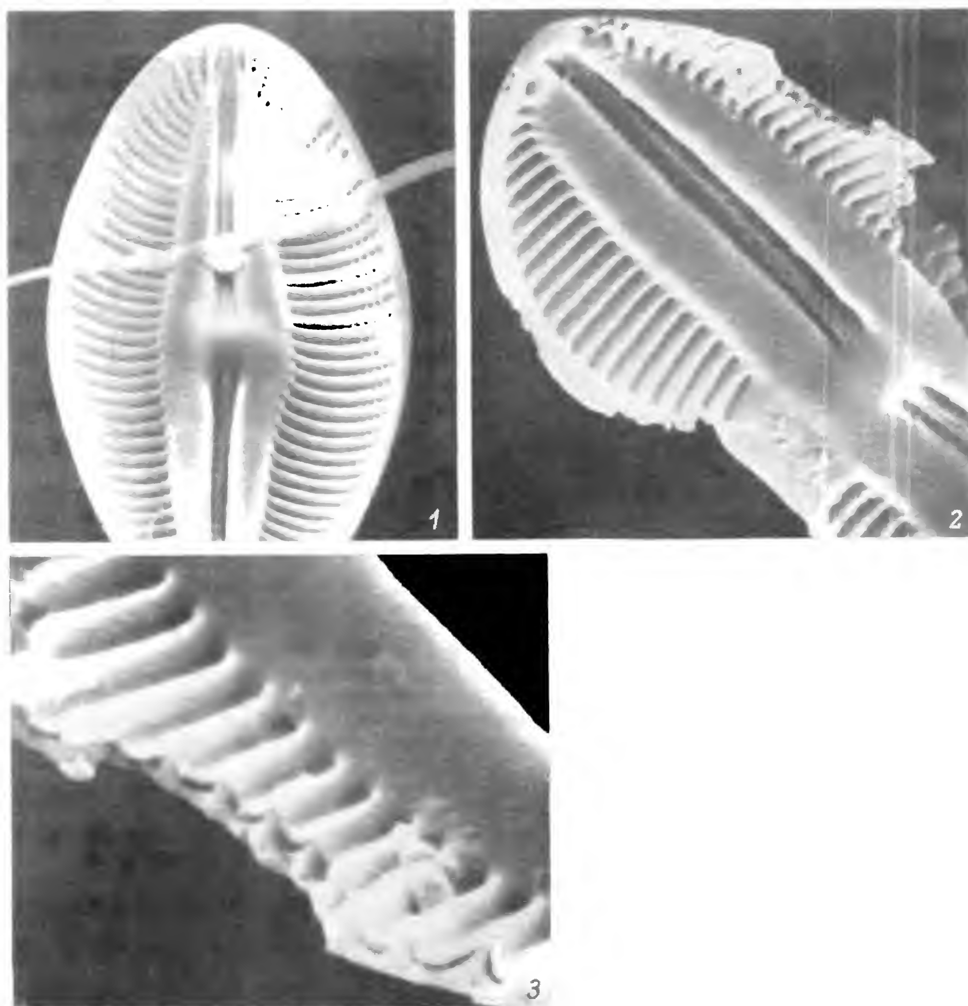
1 — панцирь; *2* — конец панциря; *3* — часть внутренней поверхности створки; *4* — внутренняя поверхность створки. *1* — ×3000; *2* — ×6000; *3* — ×2200; *4* — ×5500.



iploneis gorjanovichii (Pant.) Hust. (*1*) и *D. bombus* Ehr. var. *bombus* (*2*, *3*) (СЭМ)

1, *2* — часть панциря; *3* — конец панциря. *1* — ×5700; *2* — ×3000; *3* — ×6000.

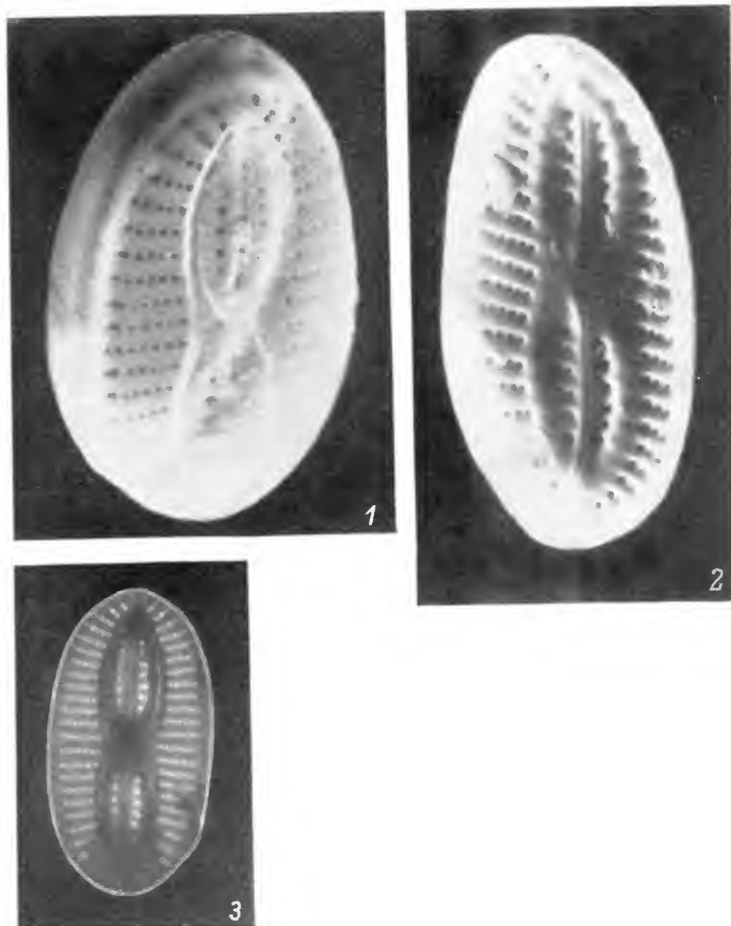
Таблица V



Diploneis smithii (Breb.) Cl. var. *smithii* (*1*) и *D. gorjanovichii* (Pant.) Hust. (*2, 3*) (СЭМ).

1 — внутренняя поверхность; *2, 3* — часть внутренней поверхности створки. *1* — ×5500; *2* — ×4800; *3* — ×12 000.

Таблица VI



Navicula brachium Hust

1, *3* — панцирь; *2* — внутренняя поверхность створки. *1* — ×10 000; *2* — ×11 000 (СЭМ); *3* — ×3800 (ТЭМ).

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к.

Индекс 70056

ОБЪЯВЛЕНИЯ

Научные работники, преподаватели и студенты вузов, аспиранты, специалисты сельского хозяйства, библиографы и все интересующиеся проблемами ботанического ресурсоведения могут получить необходимую информацию из текущего регионального указателя «Растительные ресурсы Сибири и Дальнего Востока», который издает Государственная публичная научно-техническая библиотека Сибирского отделения АН СССР с 1963 г. Указатель представляет собой хронологическое продолжение библиографии «Растительность и растительные ресурсы Западной Сибири (1909—1962)».

В нем освещается литература, относящаяся к изучению растительного мира региона независимо от места издания, т. е. все печатные материалы на русском языке, выходящие в СССР и представляющие научный интерес.

Схема указателя носит проблемно-тематический характер. Наиболее крупные разделы — семенные и споровые растения, растительность, геоботаника, ботаническое картирование, экология, охрана растительности, озеленение, интродукция и акклиматизация, физиология, биохимия, микробиология и растениеводство освещают литературу по систематике, флористике, географии, анатомии, морфологии, экологии, биологии и другим вопросам.

Физико-географические границы пособия охватывают обширный регион: Приморье, весь Северо-Восток, Восточную, Центральную и Западную Сибирь и прилегающие к ней районы Урала и Казахстана.

С 1975 г. указатель будет выходить 6 раз в год. В последнем выпуске ежегодно приводится список просматриваемых источников.

Для оформления подписки необходимо направить заявку в отдел научной библиографии ГПНТБ СО АН СССР (630200. Новосибирск, ул. Восход, 15), указав номер почтового перевода на расчетный счет 121517-РИО. Стоимость подписки на год 1 р. 12 к.

С 1973 г. Государственная публичная научно-техническая библиотека (ГПНТБ) Сибирского отделения АН СССР издает текущий указатель литературы «Биогеоценология». Необходимость издания этого указателя была обусловлена важностью проблемы и неудовлетворительной обеспеченностью темы информацией. Литература биогеоценологического характера рассеяна в десятках разделов многих информационных изданий реферативных журналов: «Биология», «География», «Геология», «Лесоведение и лесоводство», «Почвоведение и агрохимия» и др. Рефераты и аннотации названных отраслевых реферативных журналов не раскрывают проблемного характера биогеоценологических работ. В связи с этим специалисты, занимающиеся вопросами биогеоценологического характера, нуждаются в специальном проблемном информационно-библиографическом издании, в котором отбор, систематизация и аннотирование материала были бы подчинены задачам максимального раскрытия биогеоценологических аспектов содержания работ и информирования специалистов об этих работах в наиболее удобной для них форме. Указатель «Биогеоценология», издаваемый ГПНТБ СО АН СССР, — единственное в мире библиографическое издание, всецело посвященное данной проблеме.

В указателе отражаются теоретические и методические вопросы биогеоценологических исследований, проблемы структуры и организации, продуктивности наземных и водных экосистем, взаимоотношений организмов в биогеоценозах, средообразующей деятельности организмов. Освещены вопросы влияния антропогенных факторов на сухопутные и водные биогеоценозы.

Указатель составляется на основе просмотра всей литературы, издаваемой в СССР на русском языке, иностранных книг и журналов, поступающих в фонды ГПНТБ СО АН СССР. Представленная литература выборочно аннотирована. К каждому выпуску прилагаются вспомогательные указатели: именной и географический, а к последнему выпуску года дается список просматриваемых источников.

Включаются публикации на русском, английском, немецком и французском языках. Литература на венгерском, норвежском, чешском, румынском и других европейских языках, а также на японском языке описывается только при наличии аннотации или резюме на русском, английском, немецком и французском языках. Периодичность указателя — 12 выпусков в год, объем 52 п. л. Для оформления подписки на указатель необходимо заказ направить в отдел научной библиографии ГПНТБ СО АН СССР (630200. Новосибирск, ул. Восход, 15), указав номер перевода денег в бухгалтерию библиотеки, или перечислением на расчетный счет 121517-РИО в Новосибирском городском управлении Госбанка. Цена годового комплекта 2 р. 15 к. Наложенным платежом указатель не высылается.